



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

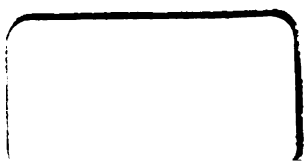
Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

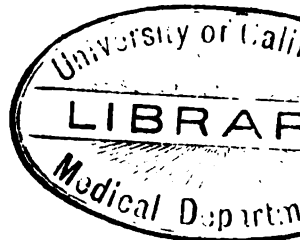
We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>





Wilhelm Roux ARCHIV

FÜR

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON

WILHELM ROUX,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/D S.

FÜNFTER BAND.

MIT 14 TAFELN UND 124 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1897.

10010

Inhalt des fü

Erstes

Ausgegeben am

- W. ROUX, Für unser Programm und seine
A. SCHAPER, Die frühesten Differenzirungs-
Kritische Studie und Versuch eine
nervöser Substanz. Mit 17 Fig. im T
H. DRIESCH, Über den Werth des biologisc
H. DRIESCH, Neuere Beiträge zur exakten M
III. (1896.)
O. NAEGELL, Über eine neue mit Cyclopie verk
nervensystems. (Aus dem hirnanatom
des Herrn Prof. Dr. v. MONAKOW in
4 Fig. im Text.

Zweites Heft

Ausgegeben am 6. Jul

- W. ROUX, Für unser Programm und seine Ver
J. SCHAFER, Über die Fähigkeit des Periostes
H. RANDOLPH, Observations and Experiments
(With 19 fig. in text.)
K. HEIDER, Über die Bedeutung der Furchun
Mittheilung an den Herausgeber.) (Mit
F. MEVES, Über den Vorgang der Zelleinschnür
Institut in Kiel.) (Mit 6 Fig. im Text.)
W. ROUX, Bemerkungen zu O. Schultze's neuen
eiern

IV

Drittes Heft.

Ausgegeben am 31. August 1897.

	Seite
H. DRIESCH, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 1. Von den regulativen Wachstums- und Differenzierungsfähigkeiten der Tubularia. (Mit 14 Fig. im Text.).	389
E. JOEST, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Morphologie und Physiologie der Transplantationen. (Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg. (Mit Taf. VI—VII u. 18 Fig. im Text.)	419
T. H. MORGAN, Regeneration in Allolobophora foetida. (With plate VIII.)	570
UMBERTO ROSSI, Sulla formazione e sul destino del Blastoporo negli Anfibi urodeli. I ^a nota preliminare. La doccia dorsale e la sutura dorsale nella gastrula di Salamandrina perspicillata Sav. (Istituto Anatomico dell' Università di Perugia).	587
O. BÜTSCHLI, Bemerkungen über die Anwendbarkeit des Experiments in der Entwicklungsmechanik.	591
Referat:	
W. HAACKE, Grundriss der Entwicklungsmechanik. (Besprochen von W. ROUX.)	594

Viertes Heft.

Ausgegeben am 9. November 1897.

UMBERTO ROSSI, Contributo allo studio della oolisi negli Anfibi urodeli. Parte I ^a . Sui cambiamenti che accadono nelle uova infecondate di Salamandrina perspicillata Sav., con particolare riguardo alle questioni relative alla formazione del pronucleo femminile, al cammino dei pronuclei entro l'uovo e alla cosiddetta segmentazione partenogenetica. (Mit Taf. IX 191 Fig. im Text.).	595
CHAS. B. WILSON, Experiments on the Early Development of the Amphibian Embryo under the influence of Ringer and salt solutions. (With plate X and XI.)	615
CURT HERBST, Über die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. I. Theil. Die zur Entwicklung nothwendigen anorganischen Stoffe. (Mit Taf. XII bis XIV.)	649
FLORENCE PEEBLES, Experimental Studies on Hydra. (With 34 figures in text.)	794

Für unser Programm und seine Verwirklichung.

Von

Wilhelm Roux.

Einleitung.

Das Programm der Entwicklungsmechanik erwirbt sich, wie die zahlreichen Autoren des Archivs für Entwicklungsmechanik und ihre werthvollen Arbeiten bekunden, immer mehr werthtätige Anhänger unter den biologischen Forschern.

Auch unter Männern, welche andere Forschungsrichtungen pflegen, gewinnt unsere Richtung an Ansehen und Interesse; das zeigt sich sowohl durch Zustimmung wie auch in allmählich laut werdendem Widerspruch.

Am meisten haben sich mit den Deutschen die Amerikaner der Vereinigten Staaten und die Italiener erfolgreich an unseren Bestrebungen betheiligt; fast ganz fehlen noch die Engländer; angefangen haben die Franzosen; die jüngst von zwei berühmten Forschern derselben: von E. G. BALBIANI und L. RANVIER begründeten Archives d'Anatomie microscopique haben auch die Entwicklungsmechanik in ihr Programm aufgenommen.

Die Zahl der laut hervortretenden Gegner der Richtung ist noch gering, die Zahl der bloß passiven Widerstand Leistenden dagegen bedeutender. Der Widerstand gegen eine neue Richtung, zumal wenn sie besondere Vorkenntnisse und Methoden erfordert, kann nicht auffallen.

Wir freuen uns der Zustimmung und suchen unsere Gegner zu widerlegen und zu bekehren. Der Widerlegung, hoffentlich auch der Bekehrung sollen die nachstehenden Ausführungen dienen; doch ist es zugleich unser Zweck, das Besondere des Programms der Entwicklungsmechanik und der zu seiner Verwirklichung nöthigen Methodik durch Gegenüberstellung und Abgrenzung gegen das Herkömmliche gemeinverständlicher zu machen sowie vorgekommene

irrthümliche Auffassungen zu berichtigen. Dabei sollen Programm und Methoden hier in früher noch nicht gegebener Vollständigkeit und Ausführlichkeit dargestellt werden. Wir geben uns der Hoffnung hin, dass nunmehr Jeder, auch der bis jetzt ferner Stehende, welcher diese Schrift mit einiger Aufmerksamkeit gelesen hat, zu vollkommener Klarheit über das Programm der Entwicklungsmechanik und über die zu seiner Verwirklichung nöthige Methodik gelangt sein wird.

Wir haben das Programm der Entwicklungsmechanik bisher vielleicht zu sehr für sich dargestellt und es dabei versäumt, die specifischen Unterschiede desselben von anderen Forschungsrichtungen genügend hervorzuheben. Das soll nun, wenn es der Fall war, hier mit nachgeholt werden.

Einer der gegnerischen Autoren, OSC. HERTWIG, widmete den entwicklungsmechanischen Bestrebungen jüngst eine 200 Seiten starke Schrift¹⁾, in deren erster Hälfte er die Entwicklungsmechanik im Allgemeinen, in der zweiten Hälfte einige Specialarbeiten von mir kritisirt und erstere wie letztere durchweg abfällig beurtheilt.

Der Autor hat sich viel Mühe gegeben, die Irrwege, auf denen er mich und die Genossen gleichen Strebens glaubt, zu erkennen und deutlich zu schildern. Nach dem, was ich gelegentlich vernommen habe, glaube ich vermuthen zu dürfen, dass er in dem einen oder anderen Punkte eine gewisse Zustimmung bei manchen anatomischen und zoologischen Kollegen finden wird. Das ist für mich Veranlassung, auf diese Einwendungen näher einzugehen.

HERTWIG ist, kurz gesagt, der Meinung, dass unser Programm unklar und nicht neu, dass ebenso unsere Arbeitsweise nicht neu ist, dass daher auch der Name Entwicklungsmechanik überflüssig, außerdem aber unrichtig erscheine; ferner glaubt er, dass auf dem von uns betretenen Wege ein wesentlicher Fortschritt der biologischen Erkenntnis nicht zu erwarten, noch dass ein solcher nach dieser Seite hin überhaupt nöthig ist. Deutlicher kann man einer neuen Richtung ihre Existenzberechtigung allerdings kaum absprechen.

Ein anderer Autor, O. BÜTSCHLI (Litt. 3), behandelt nur ein methodologisches Bedenken, nämlich die Möglichkeit, oder nach seiner Meinung richtiger die Unmöglichkeit, aus Versuchen am lebenden Objekte auf normales Geschehen zu schließen.

¹⁾ O. HERTWIG, Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von ROUX. Jena 1897. 211 Seiten.

Da HERTWIG das Thema im Ganzen behandelt hat, so ist es angemessen, dass wir uns in unserer Erörterung mehr an seine Darstellung anschließen und die Besprechung des Bedenkens BÜTSCHLI's an geeigneter Stelle einfügen.

Die Bekämpfung unseres Programms durch HERTWIG erinnert in Manchem — *si parva licet componere magnis* — an die Bekämpfung, welche die DARWIN'sche Descendenzlehre erfuhr, ferner an die Bekämpfung von HAECKEL's Gastraeatheorie, sowie der ersten direkt ursächlich forschenden Bestrebungen His'. Wir lesen jetzt mit Staunen, welchen Angriffen diese Lehren damals, als sie noch neu waren, begegneten, und was für absonderliche und missverständliche Einwendungen gegen sie erhoben worden sind. Wir zweifeln nicht, dass die nächste Generation mit derselben Verwunderung die jetzt gegen uns erhobenen Einwendungen lesen wird. Immerhin muss die bessere Einsicht erst allmählich erworben und erkämpft werden. Diesem Zwecke dienen die nachstehenden Ausführungen.

I. Das Ziel und die besonderen Aufgaben der Entwicklungsmechanik.

Ia. Frühere Darlegungen des Programms.

Im Laufe der Jahre sind die Ziele der Entwicklungsmechanik und die nächsten aus ihnen sich ergebenden neuen Aufgaben bei verschiedenen Gelegenheiten von mir erörtert worden; dabei wurde die Formulierung derselben zugleich etwas verbessert.

Wir beabsichtigen zunächst, das Wesentliche der früheren Darstellungen, so weit sie eine fortschreitende Reihe bilden, zu reproduciren. Da es das Verständnis schwieriger Gegenstände erleichtert, dieselben in verschiedenen Fassungen behandelt zu sehen, so werden die bei dieser Reproduktion unvermeidlichen, kleinen Wiederholungen in veränderter Form bei dieser für weitere Kreise bestimmten Schrift wohl keinen Anstoß erregen.

Unser Gegner hat nach Belieben einzelne Stellen aus den verschiedenen Darstellungen zur Verwendung ausgewählt, dabei aber viele wesentliche Theile, ich kann sagen, die wesentlichsten Theile unseres Programms unberücksichtigt gelassen¹⁾.

¹⁾ Wir werden daher, um den Lesern des hier folgenden Wiederabdruckes unserer programmatischen Darstellungen das Verständnis der späteren Diskussion zu erleichtern, die wenigen, das Wesen der Sache bezeichnenden Theile, die von Hertwig sei es durch wörtliche Citate oder doch inhaltlich benutzt

Die erste Fassung und Motivirung wurde im Jahre 1885 in der Einleitung zu meinen »Beiträgen« zur Entwicklungsmechanik des Embryo (Litt. 1, Bd. II. pag. 2—4) gegeben. Sie lautet:

»Die beschreibende Embryologie ist durch unermüdlichen Fleiß und Scharfsinn vieler Forscher seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts so weit gefördert worden, dass wir fast von jedem Organe der Wirbelthiere und vieler Wirbellosen bis zu einem gewissen Grade der Genauigkeit diejenigen »Formveränderungen« kennen, unter denen sich dasselbe successive aus dem befruchteten Ei hervorbildet.

»Nachdem somit schon ein annähernder Überblick über die formalen Veränderungen, welche während der Entwicklung vor sich gehen, gewonnen ist, ist es wohl berechtigt, noch einen Schritt weiter, nach der Kenntniss der »Vorgänge« zu streben, durch welche diese Formwandlungen hervorgebracht werden.

»Dieses weitere Ziel lässt sich in zweifacher Weise auffassen: einmal wiederum formal, sofern bloß die »formalen« Vorgänge erkannt und beschreibend dargestellt werden sollen. *Als das letzte Ziel dieses Strebens würde die vollkommene Kenntniss des Weges zu bezeichnen sein, welchen jedes gesonderte Bahnen einschlagende Theilchen des befruchteten Eies bis zu seiner, des Theilchens, letzten Verwendung zum Aufbaue des Organismus durchläuft, verbunden mit der Kenntniss des Weges aller von außen aufgenommenen und bis zur Vollendung der Entwicklung des Individuums zum Aufbaue irgendwie verwendeten Theile* [sowie die Kenntniss der Anordnung aller dieser Theilchen zu einander in jedem Moment der Entwicklung] ¹⁾. Erst mit der Wiederausscheidung der Theilchen aus dem Organismus würden wir dieselben vor Erreichung des Kulminationspunktes der Entwicklung aus unserer Beobachtung entlassen. Dem Anfange derartiger Betrachtung hätte die Kenntniss der Lagerungsbeziehung aller Theile des seine Entwicklung beginnenden Eies zu einander vorauszugehen.

worden sind, durch kursiven Druck, die zur Ergänzung nützigen, von uns in der Diskussion herangezogenen Sätze dagegen durch gesperrten resp. fetten Druck kenntlich machen. HERRWIG's Citate beziehen sich statt auf das Wesen der Sache überwiegend auf unsere Aussprüche über die Neuheit, Wichtigkeit und Schwierigkeit der Entwicklungsmechanik. Aus der nachstehenden Darstellung ergibt sich, dass wir auch diese Äußerungen alle voll vertreten, ohne jedoch ihre würdliche Wiederholung an dieser Stelle für nöthig zu erachten.

¹⁾ Die in eckige Klammern [] gesetzten Theile bezeichnen gelegentlich der Herausgabe meiner »Gesammelten Abhandlungen« gemachte Zusätze.

»Dies wäre die deskriptive Definition der vor uns liegenden weiteren Aufgabe der Embryologie; kurz gefasst also: *die vollkommene Beschreibung aller, auch der kleinsten Entwicklungsvorgänge als ‚Substanzbewegungen‘ der Theile des Eies und der von ihm aufgenommenen Theile bis zur vollen Entwicklung des Individuums, gestützt auf die vollkommene Kenntnis der Anordnung und äußeren Beschaffenheit jedes kleinsten Theilchens des befruchteten Eies: eine ‚Kinematik der Entwicklung‘, wenn wir, wie wohl zu empfehlen ist, uns an AMPÈRE's Eintheilung der Bewegungslehre anschließen.*

»Wenn wir diese Kenntnisse hätten, so würden wir im Stande sein, die ganze embryonale Entwicklung rein deskriptiv darzustellen und sie somit als eine deskriptive Wissenschaft zu behandeln [im Sinne KIRCHHOFF's, welcher die Mechanik als eine beschreibende Wissenschaft bezeichnet und behandelt].

»Wir werden aber dieses Ziel nicht nur nie erreichen, sondern auch nicht einmal uns ihm bloß durch ‚Beobachtung‘ des ‚normalen‘ Geschehens erheblich viel weiter zu nähern vermögen, als es bereits geschehen ist. Dies aus dem Grunde, weil sowohl diejenigen Bewegungen der Theilchen, welche gruppenweise die einzelnen, äußerlich sichtbaren Formwandlungen hervorbringen, wie auch die Bewegungen, welche die sogenannten qualitativen Veränderungen hervorbringen, ihrer Hauptsache nach der direkten Beobachtung entzogen sind.

»Gleichwohl ist nicht von vorn herein zu sagen, dass wir dauernd auf die Kenntnisnahme von ihnen verzichten müssten, denn es giebt noch einen anderen Weg, sie kennen zu lernen, den des induktiven und deduktiven Schließens auf Grund der Causalität.

»Es leuchtet ein, dass die Entwicklungsbewegungen der Theilchen des seine Entwicklung beginnenden Eies nach dem ersten Momente der Entwicklung, wenn überhaupt, so nur einen kleinsten Zeitraum und eine minimalste Strecke hindurch selbständige, d. h. rein dem eigenen Beharrungsvermögen folgende sein werden, dass im nächsten Momente schon gegenseitige Beeinflussungen stattfinden müssen, welche in den dadurch hervorgerufenen Veränderungen eben die Entwicklung darstellen.

»Es leuchtet weiterhin ein, dass, wenn wir die gegenseitige Lagerungsbeziehung aller Theile des Eies im Momente des Entwicklungsbeginnes, nebst den Beschleunigungen, die jedem derselben

dabei ertheilt worden sind, und die den Theilchen immanenten Kräfte selbst kennen, wenn somit alle ‚inneren Ursachen‘ der Entwicklung eines einzigen Momentes der Entwicklung und weiterhin noch alle von außen hinzukommenden Komponenten während des ganzen Verlaufes der Entwicklung uns bekannt wären, wir daraus die künftigen Entwicklungsbewegungen aller Theilchen abzuleiten und so die Lücke der direkten Beobachtungen auszufüllen vermöchten. Eine derartige ‚ursächliche‘ Entwicklungslehre würde den Namen ‚Kinetik‘ der Entwicklung verdienen.

Wir werden keine von beiden so unterschiedenen Wissenschaften vollendet sehen; aber wir werden immer beide mit einander zu pflegen haben, um auf beiden Wegen uns unserem Ziele zu nähern; der somit nöthigen Vereinigung beider Wissenschaften können wir den Namen ‚Entwicklungsmechanik‘ des Embryo beilegen. Es liegt in der Natur der Verhältnisse, dass von den beiden Theilen, welche dieser Terminus danach umfasst, die Kinematik, die bloß deskriptive Bewegungslehre, von der Kinetik, der ‚ursächlichen‘ Bewegungslehre [oder der Lehre von den ‚Wirkungen der Theile auf einander‘] mehr und mehr in die Rolle einer bloßen Hilfswissenschaft gedrängt werden muss.

Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, dass trotz des Lichtes, welches durch die Descendenzlehre auf die jeweiligen geformten Resultate der Entwicklungsvorgänge in jeder Phase derselben gefallen ist, diese Vorgänge selber einer speciellen causalen Untersuchung bedürfen. Niemand wird den Nutzen der eventuellen Früchte darauf gerichteter Untersuchungen in Zweifel ziehen. (Eine leider zu optimistische Auffassung!) Gehen diese doch darauf aus, uns diejenigen Kräfte und Wirkungsweisen kennen zu lehren, denen wir die Entstehung und Erhaltung unserer eigenen Existenz verdanken, und mit deren Erkenntnis auch unser ärztliches Handeln ein in viel höherem Maße wissenschaftliches und daher ersprißliches werden wird. (1, Bd. II. pag. 12.)

Der an die Einleitung angeschlossene erste Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo enthält nun Versuche und Erörterungen zur ersten Orientirung sowohl über die Natur der in der Ontogenese vorliegenden Probleme wie über die Art und Weise, wie diese der Untersuchung zugänglich zu machen sind.

Da die bisherige deskriptive Forschung sich mit der Ableitung der Formen aus Biegungen, Faltungen etc. der Keimblätter

begnügt hatte, so wurde in einem besonderen Abschnitte dieses Beitrages (pag. 235—240) im Speciellen dargethan, dass ein und dieselbe Formänderung, z. B. eine bestimmte Biegung einer Platte, durch überaus verschiedene Umlagerungen ihrer Theile und durch entsprechend verschiedene ursächliche Wirkungsweisen hervorgebracht werden kann. Diese Sachlage ist der Grund der Unmöglichkeit, die ursächlichen Vorgänge einer organischen Formänderung aus der bloßen, wenn auch überaus genauen Beobachtung dieser »Formänderung« zu erschließen, da das gestaltende Wirken im Organischen nicht wie bei Biegungen, die wir vornehmen, ein äußeres, sondern ein inneres und in Folge dessen unsichtbares ist.

Da diese Sachlage zugleich bedingt, dass die descriptive Forschung überhaupt keine »sicheren« Urtheile über die Ursachen der von ihr ermittelten Formänderungen gewähren kann, so wurde dies an dem Beispiele der Biegung einer möglichst einfach gestalteten Platte detaillirt dargethan. Aus dem gleichen Grunde wollen wir diese Darlegung hier im Wesentlichen wiederholen; hierdurch wird das Besondere der entwickelungsmechanischen Bestrebungen vielleicht am schärfsten erläutert.

Biegung z. B. einer möglichst einfach gestalteten, also allenthalben parallel begrenzten Platte kann erstens rein passiv, somit allein durch Wirkung äußerer Kräfte, geschehen; und zwar können durch verschiedenartige Einwirkungen auch sehr verschiedene Biegungen hervorgebracht werden. Doch können andererseits auch durch an sich verschiedene Kombinationen von Druck- und Zugkräften oder sogar durch Kombinationen bloß von Druckkräften oder bloß von Zugkräften für die äußere Besichtigung die gleichen Biegungen erzeugt werden. So kann eine Platte durch Einspannen des einen Endes in einen Schraubstock und Abbiegen des anderen Endes, — oder durch Einspannen beider Enden in den Schraubstock und Zuschrauben des Schraubstockes, also allein durch Druckeinwirkung, — oder, wie ein Bogen zum Schießen durch seine angespannte Sehne allein durch ausgeübten Zug, — ferner unter querem Auflegen auf den offenen Schraubstock durch Aufschlagen mit dem Hammer gegen den nicht gestützten mittleren Theil, — oder umgekehrt unter Auflegen auf den Amboß und Schlagen auf den gestützten Theil in annähernd gleicher Weise gebogen werden. An einer Platte aus ziemlich hartem Materiale werden wir an den feinen Form- und Oberflächenverhältnissen, an den Merkmalen zweiter Ordnung, leicht erkennen können, auf welche

der genannten Weisen, also durch welche »speciellen Wirkungsweisen« der Druck- und Zugkräfte oder (wie in den beiden letzteren Fällen) bloß der Druckkräfte diese Biegung vorgenommen worden ist, natürlich vorausgesetzt, dass keine nachträgliche Abheilung stattgefunden hat. Dagegen würden bei dem uns angehenden weichem Materiale die feinen Formverschiedenheiten, welche jeder umgestaltend wirkenden biegenden Kombination von Druck- und Zugkräften oder bloß von Druckkräften eigen sind, für uns nicht genügend wahrnehmbar sein. Wir könnten also aus der Form der Biegung nichts Sicheres über die Angriffspunkte und die Richtung und die Beschaffenheit der biegenden Kräfte, also auch nichts über die biegende Wirkungsweise folgern.

Diese Biegung rein durch äußere Kräfte ist also passive Veränderung der Platte, somit passive Differenzirung der Platte, um einen entwickelungsmechanischen Ausdruck dafür zu gebrauchen; die passive Differenzirung stellt den höchsten Grad der »abhängigen Differenzirung« eines Gebildes dar.

Wird der Hammer mit der Hand bewegt, so stammen seine deformirenden Kräfte, die erst durch die Verhältnisse, unter denen sie zur Anwendung gelangen, zu Druckkräften oder Zugkräften werden sie könnten, wenn man auf einen nicht direkt unterstützten Theil schlägt, auch zu direkten Biegungskräften werden), von den Muskeln her, also aus chemischen Atomkräften; wird der Hammer (z. B. ein Dampfhammer) bloß auf den bearbeiteten Theil fallen gelassen, dann liefert die Schwerkraft die Druckkraft etc., während die als jedesmalige Vorbedingung ihrer Wirkung nöthige Energie der Lage (Hebung des Hammers) durch die Dampfkraft, zunächst also durch Wärmeenergie, hervorgebracht wird.

Sollten wir uns nun begnügen, bloß festzustellen, unter welchen »Formwandlungen« des anfänglichen Eisenstückes und unter welchen Umlagerungen seiner Theile ein Kessel hervorgebracht wird, nicht auch durch welche dieser genannten möglichen »Wirkungsweisen« und unter Anwendung welcher Arten von Energie und woher diese stammen? Ist dies nicht die bei Weitem interessantere, und, wenn es sich, wie stets in unseren Fällen, wesentlich um Selbstgestaltung des gebildeten Theiles handelt, auch die wichtigere Aufgabe¹⁾?

¹⁾ Anm.: Wir verwenden natürlich bei unseren Ableitungen die zur Zeit verbreitetsten, ausgebildetsten Auffassungen der Physik und Chemie und operiren daher hier mit Atomen und Molekülen und den ihnen zugeschriebenen Kräften. Wenn die sog. »Energetik« mehr ausgebildet sein wird, kann das Gesagte leicht in die Ausdrucksweise dieser Auffassung übersetzt werden.

Der Physiker, der etwa in diese Schrift oder in eine meiner früheren Abhandlungen blickt, findet den physikalischen Theil derselben einfach selbstverständlich; er wundert sich, dass Jemand solche Sachen heut zu Tage erst noch aus einander zu setzen für nöthig hält; er findet wohl auch, dass die Darstellung an sich nicht auf der Höhe seiner Auffassung und Ausdrucksweisen, sondern zu parterre steht, zu sehr mit populären, also älteren Anschauungen und Ausdrücken arbeitet. — Manche, vielleicht viele biologische Leser dagegen finden, dass dieselben Darstellungen, wie mir durch persönliche Mittheilungen bekannt ist, und wie ich aus dem unvollkommenen Verständnis derselben erschließe, schwer verständlich, zu allgemein gehalten sind, dass dieselben zu viel mit den Lesern nicht geläufigen physikalisch-technischen Ausdrücken arbeiten und zu viel Konkretes als bekannt voraussetzen.

Ich habe es mir daher in den neuen Theilen dieser Schrift angelegen sein lassen, mich allen biologischen Lesern möglichst verständlich zu machen.

Bei einer Platte aus lebendem Material kann außer durch äußere Einwirkung die Biegung zweitens auch durch Kräfte bewirkt werden, welche, von einem auslösenden Momente abgesehen, durchaus in der Platte selber gelegen sind; dann nennen wir die Biegung der Platte: »Selbstbiegung«, die Veränderung »Selstdifferenzirung der Platte«, weil die Ursachen der specifischen Art der Formenänderung in der Platte selber gelegen sind.

Auch diese Art der Biegung kann wieder unter überaus verschiedenen Umlagerungen der Theilchen und durch entsprechend verschiedene Wirkungsweisen, also durch verschiedene Ursachen stattfinden. Halten wir uns hier nur an unser aus Zellen gebildetes Material, so kann die Biegung stattfinden durch aktive Vergrößerung der Platte bloß auf einer Flächenseite; diese Vergrößerung kann durch bloßes Wachsthum der Zellen, oder durch Vermehrung der Zellen verbunden mit Wachsthum, oder durch Hinwanderung von Zellen gegen und zwischen die anderen Zellen, ferner durch bloße aktive Ausbreitung der Zellen in den Richtungen der Fläche erfolgen. Jeder dieser formalen Vorgänge beruht auf qualitativ resp. quantitativ anderen Wirkungen, also auf anderen »Wirkungsweisen«, resp. anderen Größen dieser Wirkungsweisen: also auch auf anderen, diesen Wirkungsweisen zu supponirenden Kräften resp. Kraftgrößen. Die Zellwanderung kann selber wieder auf verschiedenen Wirkungsweisen beruhen, z. B. nach His auf einfachem

Chemotropismus durch Wanderung gegen die Oberfläche, von welcher der Sauerstoff eindringt (dann ist diese Biegung also keine »reine Selbstdifferenzirung« der Platte, da eine wesentliche, die Art der Gestaltung bedingende Ursache von außen her kommt), oder auf Anlockung von Zellen durch andere Zellen (Cytotropismus, 4) sowie auf anders vermittelten Arten von Cytotaxis (5). Es können ferner alle die genannten formalen Vorgänge, also auch deren ursächliche Wirkungsweisen sich in verschiedenster Art kombiniren.

Aus der Gestaltänderung, aus der Biegung der lebenden Platte können wir also gar nichts Bestimmtes über die ursächlichen Wirkungsweisen und die ihnen zu supponirenden Kräfte schließen, welche diese Biegung hervorbringen.

Die Reihe der Möglichkeiten ist aber von uns noch gar nicht erschöpft. Diese Biegung kann auch statt durch aktive Vergrößerung einer Plattenseite, wobei passive Umformung der anderen (der konkaven) Seite stattfindet, durch aktive Verkleinerung der anderen Fläche unter passiver Deformirung der ersten Seite sich vollziehen; und diese Verkleinerung kann wieder durch sehr verschiedene Wirkungsweisen hervorgebracht werden, z. B. durch Streckung der Zellen der konkav werdenden Fläche rechtwinkelig zur Fläche, also unter Verkleinerung der anderen Zelldimensionen, ferner durch Schwund sei es ganzer Zellen oder bloß von Theilen vieler Zellen, durch Ausscheidung von Zellsubstanzen, durch Zellenwegwanderung: alles formale Vorgänge, von denen jeder wieder seine besonderen ursächlichen Wirkungsweisen haben muss.

Es können aber auch sowohl auf der konvex- wie auf der konkavwerdenden Seite gleichzeitig aktive Veränderungen stattfinden, — sowohl solche, welche sich bei der Biegung unterstützen, als auch solche, die sich theilweise in ihren biegenden Wirkungen aufheben, so dass im letzteren Falle trotz starker innerer Umordnungen eine nur geringe äußere Formwandlung resultirt.

Ferner kann die Biegung der Platte durch Kombination innerer und äußerer Wirkungen verschiedener Art sich vollziehen, z. B. indem die Platte der Fläche nach sich auf eine der genannten Weisen vergrößert, aber durch umgebende Theile an der Ausdehnung in Richtung der Fläche gehindert wird. Das war die von His vielfach zur Ableitung embryonaler Formenbildung verwendete Annahme, die aber, wie wir sahen, bloß einen Specialfall unter sehr vielen möglichen Kombinationen von biegenden Wirkungsweisen darstellt. Es konnte durch das Experiment gezeigt werden, dass nach

Ausschneiden der Medullarplatte des Hühnerkeims eine raschere Zusammenbiegung derselben eintritt als normal; so dass also die Biegung der Platte nicht passiv durch Verhinderung ihrer Ausdehnung (somit nicht durch Stauung) gebogen wird, sondern dass sie im Gegentheil aktiv durch in ihr selber liegende Ursachen sich biegt (s. 1, Bd. II. pag. 246).

Die Entwicklungsmechanik kann sich daher nicht mit der Feststellung zufrieden geben, dass eine neue Form unter einer beschriebenen »Biegung« einer Platte stattfindet; sondern sie möchte genau ermitteln, auf welche Weise, das heißt hier einmal: auf welche genauere formale Weise, also durch welche formalen Änderungen, wie Umlagerung, Vermehrung oder Schwund ihrer Theile, außerdem aber besonders: durch welche der vielen vorstehend genannten oder sonstig »möglichen«, diese Umlagerungen etc. bewirkenden »Wirkungsweisen« im Einzelfalle diese Biegung hervorgebracht wird, welche dieser vielen denkbaren Wirkungsweisen überhaupt bei den meisten Gestaltungen die thatsächlich wirkenden sind etc. Die stattfindenden Wirkungsweisen sind die Ursachen der beobachteten Biegung; somit sind sie im Unterschied von den für uns denkmöglichen Wirkungsweisen die wirklichen, also die »ursächlichen« Wirkungsweisen der einzelnen Biegung; diese sollen ermittelt werden.

Die Biegung kann sich also vollziehen durch Zellvergrößerung, Zellvermehrung, aktive Zellstreckung, Zellwanderung etc. Das wären die noch »an sich sichtbaren«, wenn auch oft im konkreten Falle nicht zu sehenden formalen Vorgänge, welche die Biegung hervorbringen. Diese selber sind indess nur die Resultate an sich unsichtbarer Wirkungen, Wirkungsweisen; wir möchten aber auch diese kennen lernen nach ihrer Art, ihrem Sitz, ihrer Richtung, Größe und Zeit. Also: auf welchen Wirkungen beruht dies Wachsthum, von woher wird es angeregt, wie seine Größe und Richtung bestimmt? Auf welchen Wirkungen beruht die Zellvermehrung, die Zellenwanderung? Ist letztere einfacher Chemotropismus oder Cytotropismus oder eine andere der von mir unterschiedenen Arten der Cytotaxis? Und worauf beruhen diese wieder, wodurch werden sie bewirkt? etc.

Wenn solche gestaltenden Wirkungsweisen als beständige erkannt sind, und wir sie für einfache Wirkungsweisen halten oder wenn wir sie wenigstens trotz unserer Einsicht, dass sie sehr complicirt zusammengesetzt sind, doch, weil wir sie vorläufig nicht zerlegen können, als Einheiten des Geschehens verwenden müssen, so

wird ihnen der Bequemlichkeit der Vorstellung und des Ausdrucks halber wohl auch je eine besondere Kraft supponirt; das sind dann also »gestaltende Kräfte«, resp. im vorliegenden Falle meist gestaltend wirkende »Kombinationen von Kräften«, z. B. von Druck- und Zugkräften, von Wachsthumskräften: Ausdrücke, die ähnlich verwendet werden, wie der Physiker von Centripetalkraft, Centrifugalkraft, Normalkraft, Tangentialkraft redet.

Man spricht so von Biegungskräften, Torsionskräften; das sind Zug- oder Druckkräfte, welche derartig z. B. an einen Balken angreifen, dass sie Biegung oder Torsion bewirken. Niemand denkt sich dabei, dass dies »besondere Arten von Kräften« wären; denn ein Pfundgewicht kann je nach der Art seiner Anbringung an einem Balken als reine Zug- oder Druckkraft resp. als Biegungs- oder Torsionskraft wirken.

Der direkten Wahrnehmung sind somit bei den organischen Gestaltungen immer nur die groben gestaltenden Folgen der Wirkungsweisen zugänglich.

Es wurde an der erwähnten Stelle (1, Bd. II. pag. 240) zugleich ausgeführt, dass uns etwas weiter als bloß die genaue Verfolgung der äußeren Formänderung die genaue Verfolgung der mit ihr verbundenen Strukturänderung führt, wie das schon aus der vorstehenden Darstellung von selber hervorgeht, so z. B. durch die genaue Verfolgung der eventuell bei der Formänderung stattfindenden Umänderung der Gestalt der Zellen an der Konvexität und Konkavität.

Doch nur in wenigen Fällen ist die mit einer äußeren Formänderung eines Theiles gleichzeitig stattfindende Änderung der Gestalt vieler Zellen eine derartig gleichmäßige, dass man die äußere Formänderung des Theils aus der gemeinsamen Gestaltänderung der ihn zusammensetzenden Zellen ableiten kann. Wenn dies möglich ist, so ist dann die Frage: Ist diese Gestaltänderung der Zellen eine aktive oder passive etc.?

Da aber auch viele »Selbstbiegungen« möglich sind, die nicht durch »einheitliche Gestaltänderungen« der den Theil zusammensetzenden Zellen bedingt sind, vielmehr durch Wanderung und Vermehrung von Zellen, welche sich wieder mit Gestaltänderungen von Zellen kombinieren können und häufig kombinieren, so ist auch mit diesem letzten Glied der direkten Beobachtung: der Ermittlung einzelner Stufen von Strukturänderungen — auch selbst bei gleichzeitiger genauer Berücksichtigung der Stellen stärkster Kernvermehrung und der daraus

erschlossenen Zellenvermehrung — eine sichere Einsicht in das wirkliche gestaltende Geschehen allein durch die Hilfsmittel der direkten Beobachtung des normalen Geschehens selber nicht zu gewinnen.

Was nun von dem hier erörterten Beispiel einer Biegung gilt, das gilt auch von jeder anderen sichtbaren Formänderung eines aus Zellen zusammengesetzten Theils: immer kann diese Formänderung durch sehr verschiedene Umlagerungen und Umgestaltungen und sonstige Änderungen, z. B. durch Vermehrung, Wachsthum, Gestaltänderung der Zellen bedingt sein, was aber die Beobachtung des normalen Geschehens meist nicht einmal zu ermitteln gestattet.

Wenn aber auch das an den Zellen stattfindende Geschehen in einzelnen Fällen direkt sichtbar zu machen ist, so gilt dies doch nicht für die Wirkungsweisen, welche dies sichtbare normale Geschehen bewirken. Da wir aber auch diese kennen lernen wollen, so bedürfen wir dazu anderer Methoden als derjenigen der direkten Beobachtung des normalen Geschehens oder der Integration desselben aus Schnittserien unmittelbar auf einander folgender Entwicklungsstadien; dazu bedürfen wir des Experimentes am lebenden Organismus, worüber im zweiten Abschnitt ausführlich gehandelt wird.

Wie weit wir damit kommen, ob wir Alles erreichen können, was wir wünschen, ist eine andere Frage. Bei der Aufstellung des Programms aber müssen wir dies Ziel als erstrebenswerth, ja als erstrebensnöthig bezeichnen. Auf alle Fälle aber ist das Experiment das Mittel, welches uns noch eine gute Strecke weiter führt als die bloße, wenn auch aufs äußerste verschärfte und verfeinerte Beobachtung des normalen Geschehens.

Diese grundlegenden Vorstellungen der entwickelungsmechanischen Forschung sind dann später wiederholt aber in kürzerer Form von mir reproducirt worden. (Auf unseren Opponenten haben sie aber offenbar keinen Eindruck gemacht; denn er ist der Meinung, dass mit der vollständigen Ermittlung und Beschreibung des wenigen wirklich Sichtbaren oder sichtbar zu Machenden vom normalen Gestaltungsgeschehen und mit den daraus ableitbaren, im Speciellen durchaus unbestimmten ursächlichen Folgerungen die Aufgabe der Wissenschaft vom organischen Gestalten voll gelöst wäre, s. u.)

In der Festrede zur Einweihung des neuen k. k. anatomischen Institutes zu Innsbruck im Jahre 1889 über: »Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft«, wird zunächst die Entwicklungsmechanik mit einem

Gebäude verglichen und von ihm gesagt (1, Bd. II. pag. 25): *›Es fehlt zu ihm noch der Bauplan, und was wir von ihr zur Zeit haben, ist nicht viel mehr als eine Anzahl regellos gelagerter, zum Theil behauener, zum Theil unbehauener Steine.‹*

›Aber der Größte unter uns im Vergangenheit, Gegenwart und weiter Zukunft, CARL ERNST VON BAER, hat ihr bereits das Ziel vorbestimmt, und dadurch zugleich Direktiven über die Fundirung und Anlage des Baues gegeben.‹ Dieses von v. BAER formulierte Ziel ist: *›Die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen.‹* (6). Es wurde von mir zugleich als fraglich bezeichnet, ob die dieser Formulirung zu Grunde liegende Auffassung überhaupt vollkommen richtig sei (1, Bd. II. pag. 29).

Nach einer Besprechung der vier bisher gepflegten Richtungen der Anatomie: der das Fertige ›beschreibenden‹, der dasselbe auf seine Funktion deutenden, der beschreibend entwicklungsgeschichtlichen und der vergleichenden folgen (pag. 27) die Worte:

›Wenn wir uns nun in Gedanken in eine zukünftige Zeit versetzen, in der diese vier zur Zeit zünftigen Richtungen der Anatomie am Ziele der Vollendung angelangt sein werden, also in eine Zeit, in der alle typischen Theile und Strukturverhältnisse des Menschen bis zum kleinsten, mit den vervollkommensten optischen Hilfsmitteln wahrnehmbaren Gebilde und ihre normalen Variationen fehlerlos beschrieben wären, in der wir z. B. alle typisch gelagerten Ganglienzellen und Nervenbahnen des Gehirns und Rückenmarks genau kennen, in der wir ferner den speciellen Nutzen jedes dieser zahllosen Formgebilde erkannt und auch die Entstehungsweise dieser fast unendlichen Mannigfaltigkeit von Einzelbildungen erforscht hätten, und in der auch die vergleichende Methode ihr Material vollkommen erschöpft hat: würde sich dann unser Wissenstrieb bezüglich der organischen Formenbildungen befriedigt fühlen? Wäre die aus diesen vier Richtungen gebildete Morphologie der Organismen dann etwas Vollendetes?

›Es könnte so scheinen! Und wohl werden viele gegenwärtige Forscher diese Ansicht vertreten.

›Doch ich muss sagen: ‚Nein‘. Denn noch fehlt uns ein großer Theil, um nicht zu sagen der beste Theil des zur vollen Erkenntnis nöthigen Wissens, es fehlt die Kenntnis der ‚direkten‘ Ursachen des Entstehens dieser Gebilde.

»Das jedem Menschen, wenn schon dem Einzelnen in sehr verschiedenem Maße angeborene *Causalitätsbedürfnis* wird auch durch die vergleichende *Anatomie* nur zum Theil befriedigt.

»So weit auch die theoretischen Grundlagen dieser Wissenschaft richtig sind, so werden wir durch sie besten Falles doch bloß erfahren, welcher Vorgeschichte das Ei und der Samenkörper ihre gestaltenden Eigenschaften verdanken; aber diese selbst bleiben uns in ihrer Beschaffenheit und in ihren ‚Wirkungsweisen‘ vollkommen unbekannt.

»Wir wissen sodann noch nicht, *welche Kräfte* im befruchteten Ei vorhanden sind, und in welcher Anordnung sie sich befinden, dass sie es vermögen, die Entwicklung des Individuums einzuleiten; wir wissen nicht, *welche ‚Kraftkombinationen‘* im weiteren Verlaufe die Entwicklung bewirken; kurz, wir wissen nicht, warum aus dem einfach geformten Ei ein hoch complicirter, typisch gebauter Organismus hervorgeht, und warum der auf diese Weise ausgebildete Organismus trotz stetigen Wechsels des Stoffes lange Zeit sich relativ unverändert zu erhalten vermag.

»Erst wenn wir auch diese Fragen richtig beantwortet hätten, wenn wir zu den Thatfachen der vier erstgenannten Richtungen also noch die Kenntnis hinzugefügt hätten, welchen *Kräften* und welchen ‚Wirkungsweisen‘ dieser Kräfte jedes Stadium der Entwicklung des Individuums und schließlich jedes einzelne Organ in Gestalt, Struktur, Qualität, Lage und Verbindung seine Entstehung und weiterhin seine Erhaltung verdankt, dann würden wir am Ziele unserer bezüglichen Erkenntnis sein und sagen können: Die ‚Morphologie‘ in unserem Sinne ist fertig, die vollkommene Kenntnis und Erkenntnis der normalen Formenbildung der Organismen ist erreicht.

»Aber Jeder, der die *causalen Wissenschaften* kennt, weiß, dass sie nie das Stadium der Vollendung erreichen, da jede neue Kenntnis von Ursachen neue Fragen nach den Ursachen dieser Ursachen gebiert. Und auch wenn wir von den letzten Ursachen ganz absehen, so ist es doch fraglich, ob wir das von CARL ERNST VON BAER gesteckte Ziel: ‚Die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen‘ (6), je erreichen werden, vorausgesetzt, dass die zu Grunde liegende Auffassung überhaupt vollkommen richtig ist.

»Doch nicht der Besitz der vollen Erkenntnis, sondern das erfolgreiche stetige Streben nach Erkenntnis ist es, was uns Befriedigung gewährt.«

An späterer Stelle (1, Bd. II. pag. 36) folgt dann:

»Wir Mediciner, die wir den höchsten Organismus am genauesten kennen, werden in der Erforschung der Ursachen des Aufbaues desselben und ähnlich gebauter Organismen aus vielen Zellen und der Erhaltungsursachen dieses Aufbaues ein Feld reicher und lohnender Forschung finden; und es wird auch bei dieser Thätigkeit dem denkenden Beobachter Manches von den wesentlichen allgemeinen Eigenschaften der Zellen sich erschließen, und wahrscheinlich gerade solches, welches dem Protistenforscher weniger nahe liegt oder für ihn weniger leicht festzustellen ist.

»Vielleicht ist die von C. E. v. BAER stammende Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge in gestaltliche und qualitative (gewebliche) Differenzirung zugleich eine causale.

»Sicher aber ist dies nicht der Fall bezüglich der gegenwärtigen Ableitung der Formenbildungen von Faltungs-, Ausstülpungs-, Verschmelzungs-, Abschnürungsvorgängen u. dgl.; sowie mit der Zurückführung dieser Vorgänge auf Vergrößerung, Verkleinerung, Umgestaltung, Theilung und Umordnung der Zellen.

»Diese Unterscheidungen sind bloß ‚gestaltliche‘; wir wissen, dass ‚jeder‘ dieser Vorgänge durch zum Theil ‚verschiedene‘ Ursachen und ‚verschiedene‘ derselben durch ‚zum Theil gleiche‘ Ursachen bedingt sein können.

»Eine Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge nach den ‚Ursachen‘ und deren ‚specifischen Kombinationen‘ steht noch aus. Wenn diese auch ein Ziel unseres Strebens sein muss, so wird es trotzdem vorläufig auch für die Entwicklungsmechanik sehr nützlich sein, weiterhin die Entwicklungsvorgänge auf Grund des eben erwähnten formal-analytischen Schemas zu zerlegen, weil bei diesem Bestreben die formalen Vorgänge des Genaueren erforscht werden, und weil diese Zerlegung immerhin die Zurückführung einer Vielheit auf eine Minderheit darstellt.«

Weiterhin auf pag. 38 u. f.:

»Wenn wir nun auch gegenwärtig zumeist die ‚specifischen Beschaffenheiten‘ der Ursachen selbst nicht werden ermitteln können, so werden wir auf Grund unserer Fragestellung durch die Bekanntschaft mit der ‚Örtlichkeit‘ der Ursachen vielfach

gestaltende Einwirkungen, zum Theil weit entfernter Theile auf einander erkennen.

»Wir werden damit Faktoren ermitteln, welche normaler Weise die gestaltende Thätigkeit der Zellen und Gewebe ‚auslösen‘ oder nach Quantität, Richtung und Qualität alteriren. Und auch so weit die Veränderungen rein aus in den veränderten Theilen selber gelegenen Kräften sich vollziehen, also ‚Selstdifferenzirungen‘ darstellen, werden wir die ‚auslösenden‘ inneren Momente für jede weitere Veränderung zu ermitteln uns bestreben müssen.

»Wir müssen mit der Zeit auf Grund analytischer Betrachtung der ermittelten gestaltenden Reaktionen und Wechselwirkungen möglichst allgemein zur Wirkung gelangende, gestaltende Wirkungsgesetze (nicht bloß Thatsachen- und Formengesetze) ableiten oder, besser gesagt, die zahlreichen Einzelgestaltungen auf eine mit der Zeit immer kleinere Minderheit gestaltender, ‚konstanter Wirkungsweisen‘ zurückführen.

»Danach wird es des Weiteren versucht werden können, die aufgefundenen, beständigen gestaltenden Wirkungsweisen des lebenden Substrates selbst wieder von noch allgemeineren Wirkungsweisen abzuleiten, und diese selber schließlich gleich den mechanischen Massenwirkungen auf im Bereiche des Anorganischen erkannte Wirkungsarten, resp. auf die ihnen supponirten Kraftformen zurückzuführen.

»Ich bin der Meinung (pag. 43), diese Thatsachen (scil. der Regeneration, Postgeneration und anderer gestaltlicher Selbstregulationen) weisen uns auf eine größere Einheitlichkeit unter den Theilen des Organismus hin, als wir trotz der Annahme, dass jede bezügliche Zelle noch einen Theil des »Keimplasma« enthalte, gegenwärtig zu verstehen im Stande sind.

»Die Entwicklungsmechanik erhält daher in dem Suchen nach der ursächlichen Vermittelung der die typische Einheit des Ganzen trotz mannigfachen Wechsels der Verhältnisse herstellenden, erhaltenden und wiederherstellenden Vorgänge eine weitere, große Aufgabe.

»Je weiter wir nun gegenwärtig von diesem Ziele entfernt sind (pag. 50), um so dringlicher müssen wir sagen: Es ist an der Zeit, dass die Entwicklungsmechanik nicht mehr auf die gelegentliche Pflege auf anderen (besonders pathologischen) Gebieten thätiger Forscher angewiesen sei; sie bedarf zur

Lösung ihrer großen fundamentalen Aufgaben berufsmäßiger Pfleger, und diese werden die Anatomen sowie die entsprechend thätigen Zoologen sein, als diejenigen, welchen auch bisher schon die Aufgabe der Erforschung der organischen Gestaltungen oblag.

»Wohl wird es der Entwicklungsmechanik von größtem Nutzen sein, wenn Männer von der exakten, mathematisch-physikalischen Schulung der Physiologen ihr ihre Thätigkeit zuwenden. Dies wird jedoch leider voraussichtlich nur vereinzelt geschehen; denn das Hauptgebiet der physiologischen Forschung stellen die funktionellen Leistungen des bereits Gebildeten dar, wogegen das Interesse für die Funktion des Gestaltens, des Bildens zurücksteht.

»Doch dem Anatomen, dem ‚Morphologen‘, wie er sich heut zu Tage so stolz nennt, kommt es zu, nach voller Kenntnis und Erkenntnis der organischen Formenbildung zu streben und nicht willkürlich den Begriff des *λόγος* auf diesem Gebiete mit der Erörterung der Beziehungen zwischen individueller und phylogenetischer Entwicklung für erschöpft zu halten.

»Der Anatom besitzt in den vier bisherigen Richtungen seiner Wissenschaft zugleich die hauptsächlichen Vorkenntnisse für die erfolgreiche Bethätigung des Strebens nach der fünften Richtung hin; und wohl nur dem Nebenumstande der von den Untersuchungsweisen der deskriptiven Forschung abweichenden, für die Entwicklungsmechanik nothwendigen experimentellen Forschungsmethode und des Erfordernisses noch mannigfacher, andersartiger Vorkenntnisse ist es zuzuschreiben, dass diese [Disciplin bisher seitens der Anatomen relativ wenig, fast nur beiläufig gepflegt worden ist. Und sie erscheint selbst manchem ihrer Mitarbeiter noch so neu, dass er selbständig ohne gebührende [Beachtung der Leistungen seiner Vorgänger vorgehen und ohne Erwähnung derselben seine Ergebnisse publiciren zu dürfen glaubt; ein Verhalten, das seltsam absticht gegen die Gewissenhaftigkeit, mit der unsere Zeit z. B. durchweg jeden Urheber der geringsten technischen Abänderung einer der beschreibenden Forschung dienenden Untersuchungsmethode citirt.

»Die Entwicklungsmechanik wird den vier bisherigen Richtungen das, was sie jetzt und in Zukunft von ihnen als Vorbedingung ihrer eigenen Leistungen empfängt, reichlich vergelten: der beschreibenden Richtung, indem sie die Aufmerksamkeit auf bisher übersehene formale Eigenschaften lenkt, wie es

z. B. schon mit der von den Corrosions-Anatomen übersehenen hydrodynamischen Gestaltung des Lumens der Blutgefäßverzweigungen der Fall war (s. 7); der physiologischen Richtung durch die Ermittlung sowohl des Wirkungsumfanges der ‚funktionellen Anpassung‘, wie der ursächlichen Grundlage dieses Principes der ‚Selbstgestaltung des Zweckmäßigen‘.

• Auch die (scil. beschreibende) Entwicklungsgeschichte wird wesentliche Förderung von der Entwicklungsmechanik zu gewärtigen haben, und zwar einmal, indem gleichfalls mit der ursächlichen Fragestellung die Beobachtung nach manchen Richtungen hin verschärft wird, und andererseits, indem durch die Ermittlung des Wesens der einzelnen Bildungsvorgänge richtigere Werthurtheile gewonnen werden, wonach z. B. Manches, was der rein formalen Betrachtung als sehr erheblich erscheint, wie etwa, ob die Chorda dorsalis zur Zeit ihrer Anlage mit dem äußeren, inneren oder mittleren Keimblatt im Zusammenhange steht, bloß als eine geringe, vorliegenden Falles beim Frosche sogar bloß zeitliche Variation ursächlicher Verhältnisse erkannt wird (s. 1, Bd. II. pag. 458).

• Und selbst die vergleichende Anatomie wird in die Lage kommen, es willkommen zu heißen, wenn ihr in der phylogenetischen Deutung ontogenetischer Bildungen an manchen Punkten nicht vollkommen sicheres Fundament durch neue causale Stützen gefestigt oder durch Übernahme der Last auf andere Grundlagen entlastet wird. Es ist bewunderungswürdig, welch hohes Maß von Einsicht selbst bis in die scheinbar speciellsten Organisationsverhältnisse uns die vergleichende Anatomie rein auf Grundlage der einfachen Formvergleichung gewährt hat. Und dass dies möglich war, ja dass sogar die geformten ‚Endprodukte‘ im Thierreiche konstanter zu sein scheinen, als die speciellen Arten ihrer Herstellung, ist für die Entwicklungsmechanik von großer Bedeutung (1, Bd. II. pag. 93). Doch haben auch diese Leistungen der vergleichenden Anatomie ihre Grenzen; und ich erinnere nur an die Unsicherheit in der Deutung der Variationen der individuellen Entwicklung, z. B. bezüglich der Hyperdaktylie, Oligodaktylie, abnorm gelagerter Muskeln, Nerven, Knochenkerne etc. Diejenigen dieser Bildungen, welche in ähnlicher Weise bei Thieren, besonders bei den vermutheten Ascendenten, vorkommen, werden von Manchen ohne Weiteres als Rückschläge gedeutet. Von Anderen wird dem zwar widersprochen;

doch leiden manchmal beide Auffassungen an einer gewissen Willkür. Vor vielen derartigen Entscheidungen sollte meiner Meinung nach erst noch die Entwicklungsmechanik eingehends zu Rathe gezogen werden. Sie hat uns auf Grund bezüglichlicher Untersuchungen zu belehren, ob durch eine kleine, so zu sagen zufällige Variation gleich ein ganzer Finger mehr entstehen oder fehlen kann, ob beim Fehlen des fünften Fingers der damit zum Randfinger gewordene vierte Finger zufolge der Entwicklungsmechanismen gleich die Beschaffenheit eines solchen, also des fehlenden fünften Fingers erlangt, ähnlich wie bei Extrauterinschwangerschaft an dazu nicht bestimmter Stelle gleich eine wohlgebaute Placenta materna und Decidua entsteht; oder ob im Gegentheil derartige Änderungen, nach der Beschaffenheit des normalen Bildungsmechanismus zu urtheilen, so vielseitig und typisch begründet sein müssen, dass sie voraussichtlich bloß entstehen können, wenn schon von den Vorfahren her das Keimplasma eine besondere Disposition dazu mitbringt.

»Wenn z. B. die ältere Angabe, dass man künstlich die Bildung einer vermehrten Fingerzahl gelegentlich der Regeneration der abgeschnittenen Hand bei Tritonen veranlassen kann, sich bestätigte¹⁾, so erhielten wir dadurch einen Hinweis nicht bloß auf die Natur der bezüglichlichen Entwicklungsmechanismen, sondern auch für die Deutung der Hyperdaktylie; ebenso wie durch die Beobachtung, dass die Knochen auch in neuen Verhältnissen eine ‚funktionelle Gestalt‘ und ‚Struktur‘ erlangen, dass die Sehnen in Abhängigkeit von den Muskeln entstehen, die Deutung mancher Variationen dieser Organe bestimmt wird.

»Drei von den bisherigen Richtungen der Anatomie bedienen sich der beschreibenden Methode; sie werden daher mit der Zeit ihr Material erschöpfen und ein Stadium der Vollendung erreichen oder ihm unter asymptotischer Näherung sehr nahe kommen; auch die physiologische Richtung kann die gleiche Stufe erlangen.

»Nur die ‚ursächliche‘ Richtung kann nie ihr Material erschöpfen, und nie wird ihr die Vollendung vergönnt sein; aber eben darum wird sie auch die ewig frische und ewig produktive bleiben. Es ist der normale Gang der Wissenschaften, dass auf die Erforschung der ‚Thatsachen‘ die Erforschung der ‚Ursachen‘ folge. *Es wird daher eine Zeit kommen, von der an*

¹⁾ Dies ist D. BARFURTH inzwischen in vorzüglicher Weise gelungen. Auch TORNIER gelang neuerdings dasselbe. Siehe Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. I und III.

dieser jetzt von Vielen gering geachtete, scheinbare Nebentrieb am Baume der anatomischen Wissenschaften zum Haupttrieb, zur Fortsetzung des Stammes werden wird. Die Entwicklungsmechanik wird alsdann einen Stamm darstellen, welcher rasch in die Höhe strebt und gegenwärtig noch nicht geahnte neue Seitenzweige treibt, deren Blätter die vier ersten Äste in ihren Schatten nehmen und Nahrungsstoff zur Entfaltung neuer Knospen für sie bilden werden.« (1, Bd. II. pag. 53.)

Aus einem Artikel: Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik (des Jahres 1892) mögen noch einige Stellen hier Platz finden: »Das Ziel der Entwicklungsmechanik ist eine bestimmte Art der ‚Erklärung‘ der Organismen« (1, Bd. II. pag. 58).

Nach Aufführung und Charakterisirung der bisherigen drei ‚Erklärungsarten‘ der Organismen, nämlich: dem Nachweise der Zweckmäßigkeit (besser der ›Selbstnützlichkeits‹) der Organismen, ferner der ›formalen‹ entwicklungsgeschichtlichen Ableitung des KomPLICIRten aus dem Einfacheren, und schließlich der ›allgemeinen‹ causalen Ableitung der höheren Organismen von den niederen auf Grund der Descendenz wird auf eine neue Erklärungsart hingewiesen (1, Bd. II. pag. 59).

»An diese drei Arten von Erklärung der Organismen hat sich nun eine vierte anzuschließen; die *Wissenschaft von den ‚wirklichen‘ Bildungsursachen, von den verae causae, den gestaltenden Kräften und deren Kombinationen, denen das Organismenreich im Ganzen und in jedem Individuum seine Entstehung verdankt: die Entwicklungsmechanik der Organismen.*

»Das Ziel dieser Wissenschaft ist die Ermittlung der ganzen Reihe nächster, naher und entfernter, resp. specieller und allgemeiner Ursachen jedes organischen Bildungs- und Erhaltungsvorganges, einerlei, ob es sich um progressive oder regressive Bildungen oder sogenannte bloße Umbildungen handelt. Je nach der Definition von ‚Ursache‘ oder ‚Kraft‘ erhält die specielle Definition dieses Zieles eine andere ‚Fassung‘, womit aber praktisch nichts gefördert wird; es sei daher an dieser Stelle davon abgesehen, solche anderweit bereits angedeuteten Fassungen zu reproduciren.«

»Andererseits aber wird die Entwicklungsmechanik sich kein Hilfsmittel entgehen lassen dürfen und daher auch aus den bereits ermittelten Thatsachen der vergleichenden Anatomie, z. B. aus den wirklich sehr häufig bloß allmählichen Formwandlungen der entwickelten Theile während der Phylogenese, sowie aus

den Thatsachen des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes Rückschlüsse auf die Natur der Entwicklungsmechanismen zu ziehen sich bestreben (s. auch I, Bd. I. pag. 443—447).

»Die ablehnende Haltung der Descendenztheoretiker und vergleichenden Anatomen gegen die Entwicklungsmechanik beruht auf der Annahme, dass das sogenannte biogenetische Grundgesetz allein schon eine genügende Erklärung der embryonalen Bildung darstelle, und dass in Folge dessen jede weitere ‚direkte‘ Ableitung dieser Formen überflüssig sei (pag. 71).

»Diese besonders von HAECKEL (8) und manchem seiner Schüler vertretene Auffassung beruht meiner Meinung nach auf einer Verwechselung der Leistungen zweier ganz verschiedener Erklärungsprincipien.

»Das biogenetische Grundgesetz ist bloß der Ausdruck der Wiederholung von typischen Bildungen; es sagt jedoch nichts aus über die ‚Kräfte‘, welche diese Wiederholung ‚vollziehen‘. Ohne diese Kräfte kann aber überhaupt nichts geschehen. Es ist nicht recht verständlich, dass es nicht ein erstrebenswerthes Ziel sein soll, diese Kräfte und ihre speciellen Wirkungsweisen zu erforschen.

»Die größte Befriedigung wird aber unser Erkenntnistrieb an sich ohne Rücksicht auf einen ‚Nutzen‘ nach anderer Seite hin durch die fortschreitende Einsicht in die Ursachen der organischen Entwicklung gewinnen.

»Der phylogenetischen Entwicklungsmechanik hat, wie wir oben sahen, eine sehr lange Periode der Pflege der ontogenetischen Entwicklungsmechanik vorauszu gehen.

»Unser gegenwärtiges Bestreben richtet sich daher nur auf die Ermittlung der Mechanismen der ‚individuellen‘ Entwicklung (s. pag. 73).

»Dabei werden die Keimplasmata, Ei und Spermatozoa mit allen ihren im Laufe der Phylogenese entstandenen Eigenschaften als gegeben angenommen. Wenn wir dem Gange des ontogenetischen Geschehens folgen müssten, so wäre es nächste Aufgabe der Entwicklungsmechanik, die Eigenschaften dieser Keimstoffe vollkommen zu erforschen und aus ihnen unter Berücksichtigung der hinzukommenden äußeren Momente alle Entwicklungsvorgänge der Ontogenese abzuleiten. Doch würden wir auf diesem Wege nicht vorwärts kommen.

»Andererseits kann aber noch mehr gefordert werden, wenn wir

die individuelle Entwicklung vollkommen ermitteln wollen; denn dazu ist es nöthig, dass wir nicht erst mit dem fertig gebildeten Ei und Samenkörper unsere Forschung beginnen, sondern auch die Entstehung dieser beiden aus dem noch indifferenten Keimstoff verfolgen.«

Nach Aufstellung und Erläuterung des Begriffes einer Vorentwicklung des Individuums: einer Periode, welche die Überführung des ursprünglich, z. B. im Stadium der Blastula, vermuthlich noch nicht auf einzelne Wesen angelegten, also noch »unpersönlichen« Keimstoffes (Keimplasson) zu dem die Anlage von Einzelwesen darstellenden Ei und Spermatozoon (Keimplasma) bezeichnet, sagen wir:

»Es ist Aufgabe der ontogenetischen Entwicklungsmechanik, auch alle diese Vorgänge der individuellen Vorentwicklung zu erforschen; ebenso wie es Aufgabe der phylogenetischen Entwicklungsmechanik wäre, die Vorgänge der phylogenetischen Vorentwicklung: der Bildung des Keimplasson resp. Keimplasma auf dem Wege der Entwicklung des ganzen Organismenreiches vom Anfang des Organischen an bis zur Herstellung des Keimplasson der jetzt lebenden Organismen zu ermitteln, wenn dies möglich wäre.

»Nach der Anzahl der bereits über ursächliche Verhältnisse der individuellen Entwicklung vorliegenden Angaben wäre die Entwicklungsmechanik eine der am meisten gepflegten Wissenschaften und selber bereits auf einer hohen Stufe der Entwicklung; denn die Forscher auf dem Gebiete der »beschreibenden« Entwicklungsgeschichte haben über die Entstehung vieler formaler Bildungen schon recht bestimmte Urtheile ausgesprochen. Doch diesen Urtheilen fehlt fast ausnahmslos eine genügende sachliche Begründung; es fehlen die »Beweise« für die Richtigkeit gerade dieser speciellen Auffassung; wie denn mit den deskriptiven Forschungsmethoden an »normalen« Objekten »sichere« Beweise für ursächliche Zusammenhänge überhaupt »nicht« erbracht werden können.

»Es wird übersehen, dass aus konstanten Beziehungen zwischen normalen Erscheinungen oder Vorgängen über die vermittelnde Ursache dieser Konstanz deshalb keine sicheren Schlüsse gezogen werden können, weil wir die Complicirtheit der normalen Wechselwirkungen noch nicht annähernd übersehen können.«

»Obgleich diese so wichtige, für die Methode der causalen biologischen Forschung bestimmende Sachlage wiederholt hervorgehoben worden ist (1, Bd. II. pag. 30 und 928), so scheint sie doch bei manchen

deskriptiven Forschern nur sehr langsam Verständniß zu finden, denn sie fahren fort, ihre bloß deskriptiven Beobachtungen causal zu verwerthen und die experimentell gewonnenen Ergebnisse unbeachtet zu lassen, so z. B. O. HERTWIG, J. KOLLMANN u. A.

»Wenn wir (s. pag. 75) zur Zeit unser Augenmerk auf einen konstanten Begleiter eines Vorganges richten und in ihm die Ursache des letzteren erblicken, können wir fast sicher sein, dass außer ihm noch mehrere Faktoren da sind, die wir nur nicht wahrgenommen haben. Es verräth wenig Einsicht in die Vorgänge der Natur, den augenfälligsten, zuerst bemerkten Begleitungs-umstand auch für den wesentlichen, für den ursächlichen zu halten.

»Die *causalen Forscher würden einen Umweg einschlagen und sich selber ein Armuthszeugnis ausstellen, wenn sie ihr Werk damit anfangen wollten, diese mannigfachen nicht bewiesenen Aussprüche deskriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Von diesen ganzen Urtheilen ist kaum mehr zu verwerthen als die Einsicht, dass ungleiches Wachsthum eine der nächsten Ursachen der Gestaltbildung ist; aber schon über den ‚Sitz‘ solchen formbestimmenden Wachsthums bei den ‚einzelnen‘ Gestaltungen sind die bisherigen Angaben vollkommen unzuverlässig; geschweige denn, dass sie über die ‚Ursache‘ des Wachsthums selber Aufklärung gäben.*

»Wir haben uns das normale Entwicklungsgeschehen der Organismen als durch so überaus complicirte, und in Folge dessen von den anorganischen Vorgängen so abweichende Wirkungen bedingt vorzustellen, dass wir *jetzt, beim Beginne exakter causaler Forschungen*, in keinem Falle sagen können, was für die Natur der einfachere Weg wäre, da wir die vorhandenen, ursächlichen Momente noch nicht ahnen, geschweige denn kennen; und doch beruhen die *causalen Ableitungen deskriptiver Forscher* wesentlich darauf, dass sie glauben, ihre Ableitung stelle den einfachsten Herstellungsmodus der betrachteten Bildung aus der vorhergehenden dar. Schon die Thatsachen, auf denen das biogenetische Grundgesetz beruht, widersprechen vielfach direkt der Erzeugung der Individuen auf dem formal einfachsten Wege.

»Die *einzig ‚sichere‘ causale Forschungsmethode auf organischem Gebiete ist die des Experimentes, und zwar des ‚analytischen‘ Experimentes.* Diese Thatsache ist bisher nicht genügend gewürdigt worden.«

Zuletzt wurde in der Einleitung zum Archiv für Entwicklungsmechanik das Programm nochmals dargelegt, aus welcher Ausführung hier noch einige wichtige Punkte nachgetragen werden müssen.

Die Entwicklungsmechanik wurde zunächst kurz als »die Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen« bezeichnet, somit als »die Lehre von den Ursachen der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung dieser Gestaltungen«.

Weiterhin wurde gesagt (2, pag. 2):

»Da man die Ursachen jedes Geschehens Kräfte resp. Energien nennt, so kann man als das allgemeine Ziel der Entwicklungsmechanik die ‚Ermittelung der gestaltenden Kräfte oder Energien‘ bezeichnen. In so fern uns jedoch die Kräfte s. Energien nur durch ihre ‚Wirkungen‘, d. h. jede Art derselben durch ihre besondere Wirkungsweise bekannt werden, so lässt sich diese Aufgabe auch als die ‚Ermittelung der gestaltenden Wirkungsweisen‘ definieren.

»Eine ‚allgemeine‘, nicht quantitative, sondern (zunächst nur) ‚qualitative‘ ursächliche Erklärung besteht dem entsprechend stets in der Zurückführung des betreffenden Geschehens auf **allgemeiner gültige**, d. h. auch bei vielen anderen Vorgängen vorkommende, **beständige**, also unter gleichen Umständen an jedem Orte und zu jeder Zeit in gleicher Weise stattfindende Wirkungsweisen.

»Diese aus den Eigenschaften der Komponenten folgenden, also mit Nothwendigkeit sich ergebenden **beständigen Wirkungsweisen** werden gewöhnlich mit dem Namen ‚Naturgesetze‘ bezeichnet; bei Annahme dieser letzteren Bezeichnungsweise wäre es die Aufgabe der Entwicklungsmechanik, die Gestaltungsvorgänge der organischen Entwicklung auf die ihnen zu Grunde liegenden **‚Naturgesetze‘** zurückzuführen.

»Es ist aber wohl zu empfehlen, wenigstens in den Fällen, in welchen der Ausdruck **‚beständige Wirkungsweise‘** bezeichnender wirkt, ihn statt des auf anthropomorphen Vorstellungen von der Natur beruhenden Ausdruckes **‚Naturgesetz‘** zu verwenden. Zumal bei dem Betreten eines neuen großen, ganz besondere Schwierigkeiten einschließenden Forschungsgebietes scheint es angemessen, das, was ermittelt werden soll, direkt selber zu kennen, statt einen dem Wesen der Sache fremden Ausdruck dafür zu gebrauchen.

»Da ferner alle der Causalität unterliegenden Wirkungsweisen,

also alle Wirkungsweisen, welche Gegenstand unserer Erforschung sein können, ‚beständige s. gleichförmige‘ sind, so kann dieses Beiwort für gewöhnlich weggelassen werden, und es genügt, statt ‚Naturgesetz‘ einfach ‚Wirkungsweisen‘ zu sagen. Statt von dem Brechungsgesetz des Lichtes können wir von der ‚Wirkungsweise‘ bei der Lichtbrechung reden; statt der ‚Gesetze‘ der funktionellen Anpassung sagen wir die ‚Wirkungsweisen‘ der funktionellen Anpassung z. B. der Muskeln. Diese Bezeichnungsweise macht zugleich eine in der Biologie sehr verbreitete, unrichtige Anwendung des Wortes ‚Gesetz‘ unmöglich, nämlich die Anwendung des Wortes Gesetz zur Bezeichnung von Thatsachen, von Resultaten, statt von Wirkungen, wie es z. B. in der üblichen Bezeichnung ‚BELL'sches Gesetz‘ geschieht. Versucht man dafür ‚BELL'sche Wirkungsweise‘ zu sagen, so tritt sogleich hervor, dass diese Bezeichnung auf die ‚Thatsache‘ der motorischen Natur der vorderen und der (angeblich) rein sensiblen Natur der hinteren Nervenwurzeln nicht anwendbar ist.

›Definiren wir nunmehr die allgemeine Aufgabe der Entwicklungsmechanik auf die am wenigsten geheimnisvolle]Begriffe einschließende, also einfachste, und zugleich dem unmittelbaren Vorgehen am meisten sich anschließende Weise, so haben wir die organischen Gestaltungsvorgänge auf die wenigsten und einfachsten ‚Wirkungsweisen‘ zurückzuführen. Letzteres schließt schon ein, dass für jede dieser Wirkungsweisen der [einfachste (also der das Wesen bezeichnende) Ausdruck gesucht werde.

›Die organische Entwicklung (s. 2, pag. 4) besteht in der Produktion wahrnehmbarer, ‚typisch gestalteter‘ Mannigfaltigkeit. Sehen wir an dieser Stelle von den Bedingungen der Wahrnehmbarkeit ab, so sind zur Entstehung ‚typischer‘ Mannigfaltigkeit selbstverständlich besondere ‚typische‘ Kombinationen von Ursachen s. Energien nöthig. Für die ‚gestaltete‘ Natur dieser Mannigfaltigkeit sind besondere, ‚gestaltend wirkende‘ Kombinationen von Ursachen erforderlich, welche die eben erwähnten ‚gestaltenden Komponenten oder Faktoren‘ darstellen. Wenn nun diese gestaltenden Komponenten nach ihrer Art, Größe und Anordnung in vollkommen typischer Weise producirt werden, so ist selbstverständlich, dass beim Fernbleiben äußerer Störung auch die von ihnen hervorgebrachte gestaltliche Mannigfaltigkeit eine vollkommen typische werden muss.

›Im ‚Speciellen‘ haben wir demnach jeden einzelnen

Gestaltungsvorgang auf die ihn bedingenden besonderen Kombinationen von Energien resp. auf die Wirkungsweisen derselben zurückzuführen, und zwar ist jede dieser Wirkungsweisen nach ihrer Örtlichkeit, Zeit, Richtung, Größe und Qualität zu ermitteln. Oder umgekehrt können wir streben, von jeder an der Entwicklung eines Organismus als betheiligt erkannten Wirkungsweise ihren speciellen Wirkungsantheil an den einzelnen Gestaltungen festzustellen.

»Diese Wirkungsweisen, in die wir die organischen Gestaltungsvorgänge zerlegen, und daher auch die sie bedingenden Energien können einmal dieselben sein wie die des anorganischen s. physikalisch-chemischen Geschehens.

»Da es nicht Aufgabe des Biologen, als solchen, ist, die Wirkungsweisen des, anorganischen, Geschehens weiter zu erforschen und zu zerlegen, als die Physiker und Chemiker, so nehmen wir diese Wirkungsweisen als gegeben hin und können sie, so weit wir sie bei dem organischen Geschehen betheiligt finden, als, einfache Komponenten, oder einfache Wirkungsweisen dieses Geschehens bezeichnen, so räthselhaft auch ihr, Wesen, an sich sein mag, und wenn sie auch früher oder später von den Physikern und Chemikern weiterhin zerlegt werden; sobald Letzteres geschehen ist, werden wir uns dieser weiteren, noch einfacheren Komponenten bedienen.

»Neben dem Bestreben der Ermittlung solcher, einfacher Wirkungsweisen, muss der entwickelungsmechanische Forschungsweg von Anfang an durch die Einsicht bestimmt werden, dass die organische Gestaltung sich zumeist durch Vorgänge von vorläufig unübersichtlicher Complicirtheit vollzieht, für welche ich den Namen, komplexe Komponenten, oder komplexe Vorgänge vorgeschlagen habe.« (S. 1, Bd. II. pag. 82. Ich habe in den folgenden Citaten das Wort »komplexe Komponenten« der leichteren Vorstellbarkeit halber mehrfach mit den Bezeichnungen komplexe Vorgänge oder komplexe Wirkungsweisen vertauscht und statt Komponenten auch das identische Wort Faktoren abwechselnd gebraucht.)

»Obschon es unserer unmittelbaren Auffassung entspricht, dass auch diese Wirkungsweisen in letzter Instanz auf anorganischen, also, einfachen, Wirkungsweisen beruhen, so verleiht doch die Complicirtheit ihrer Zusammensetzung diesen Komponenten Eigenschaften, welche von denen der anorganischen Wirkungsweisen oft so erheblich verschieden sind, dass sie den Leistungen dieser nicht nur sehr unähnlich sind,

sondern ihnen zum Theil geradezu zu widersprechen scheinen; solches bekundet z. B. die Nichtexosmose der Salze der lebenden, im Wasser liegenden Fischeier, die Nichteintrocknung lebender kleiner Insekten im Sonnenlichte; während nach dem Tode dieser Gebilde sofort im ersteren Falle Diosmose, im zweiten Eintrocknung stattfindet; ferner die Absonderung des Drüsensekretes in einem Raum mit höherem Druck, als er in den Blutkapillaren der Drüse sich findet. Diese Vorgänge bekunden, dass in den ersteren Fällen die Salze resp. das Wasser nicht frei, sondern gebunden, beschäftigt vorhanden sind; während letzteren Falles besondere aktive Leistungen unter entsprechendem Aufwand von Energie seitens der Epithelzellen vorliegen.

»Es muss daher unsere zweite Hauptaufgabe sein, diese wenn auch komplexen, so doch beständigen, d. h. unter gleichen Verhältnissen stets gleich wirkenden Komponenten zu ermitteln, das heißt, die organische Gestaltung ist auf solche an sich unverständliche, aber konstante Wirkungsweisen zurückzuführen.

»Jede ‚komplexe Wirkungsweise‘ stellt also bloß die Resultante unübersehbarer Einzelwirkungen dar. Aus ersteren aber resultiren die meisten der von uns wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge; es ist daher unsere Aufgabe, das Chaos innerer Wirkungen in eine möglichst geringe Zahl solcher Wirkungsweisen zu zerlegen.

»Solche ‚komplexen Wirkungsweisen‘ sind zunächst die elementaren Zellfunktionen: die Assimilation, die Dissimilation, die Selbstbewegung der Zelle im Allgemeinen, die Selbsttheilung der Zelle als eine bestimmte Koordination von Selbstbewegungen; dazu kommen die typische formale Selbstgestaltung und die qualitative Selbstdifferenzirung der Zelle, als noch höher zusammengesetzte Wirkungen.

»Dagegen stellt das Massenwachsthum der Zellen vielleicht bloß die Resultanten gleichzeitig verlaufender Assimilations- und Dissimilationsvorgänge dar; und dasselbe kann unter Berücksichtigung äußerer Druckwirkung auch vom Massenschwund der Zelle gelten. Lokales Wachsthum dagegen kann außer auf Massenwachsthum am bezüglichen Orte bereits vorhandener Zellen auch auf Hinwanderung von Zellen, also auf anderen komplexen Komponenten wie Chemotropismus und Cytotropismus beruhen. „Ausschließlich dimensionales Wachsthum (d. h. Vergrößerung ohne Vermehrung der lebenden Masse, s. 1, Bd. II. pag. 81) kann dagegen auf aktiver Umformung von Zellen beruhen. Andere, gleichfalls die Bewegungs-

richtung einzelner Zellen oder mehrzelliger Lebewesen bestimmende komplexe Wirkungsweisen sind der Galvano-, Helio-, Hydro-, Thigmotropismus.

»Die einstellende Wirkung der ‚Gestalt‘ der, noch nicht geweblich differenzierten, Furchungszelle auf die Richtung der Kernspindel, so die Einstellung der Kernspindel in die größte durch den Massenmittelpunkt des Protoplasmas der Zelle legbare Dimension der Zelle; die trophische Wirkung der funktionellen Reize (auf welche alle die außerordentlich mannigfaltigen Erscheinungen der funktionellen Anpassung zurückzuführen sind); die trophische Wirkung der Ganglienzellen auf ihre Nervenfasern und bezüglichen Endorgane sind weitere bereits festgestellte komplexe Wirkungsweisen, durch welche viele Gestaltungen vermittelt werden; ebenso die Wirkung verstärkter Blutzufuhr auf die Vermehrung des Bindegewebes der betreffenden Theile etc.

»Diese komplexen Wirkungsweisen erscheinen noch relativ einfach im Verhältnis zu anderen, mit deren Aufstellung wir die Analyse mancher Formbildungen zu beginnen genöthigt sind. (Hier folgt in größerer Ausführung als Beispiel eine Ableitung der Umwandlung des anfänglichen Schlauchdrüsentypus der Säugethierleber in den Fachwerktypus von nachträglicher multipolarer Differenzirung der anfänglich bipolaren Leberzellen.)

»Sehr viele solcher beständigen Wirkungsweisen werden zuerst noch zu ermitteln sein, und alle müssen weiterhin in einfachere und noch verbreiteter vorkommende komplexe Komponenten zerlegt werden. Bei diesem Bestreben wird es wohl manchmal gelingen, auch zugleich eine ‚einfache Komponente‘ aus den komplexen Komponenten abzuspalten.

»Auf die Ermittlung einer oder mehrerer Wirkungsweisen kann dann die Ermittlung der Wirkungsgrößen folgen; auf die qualitative Sonderung der Wirkungen die mathematische Behandlung derselben; nicht umgekehrt, wie einer der jüngeren Autoren, H. DRIESCH, für richtig zu halten scheint (s. 1, Bd. II. pag. 83).

»Zunächst wird bei diesem Bestreben, wie bei jeder Analyse, statt einer Vereinfachung eine Komplikation gewonnen, indem ein scheinbar einfacher Vorgang in zwei oder mehr Komponenten zerlegt wird. Die vereinfachende Wirkung der Analyse tritt erst hervor, wenn die Zerlegung auf viele Vorgänge ausgedehnt wird und sich dabei oft dieselben Komponenten ergeben.

»Diese vereinfachende Wirkung zeigt sich schon jetzt: Alle die außerordentlich mannigfaltigen Formenbildungen der mehrzelligen Lebewesen können wir auf die wenigen komplexen Wirkungsweisen des Zellwachsthums resp. Zellschwundes, der Zelltheilung, der Zellwanderung, der aktiven Zellgestaltung, der Zellausscheidung und der qualitativen Zellveränderung zurückführen; gewiss eine anscheinend sehr einfache Ableitung. Es bleibt aber nun die unendlich schwierigere Aufgabe, nicht nur den speciellen Antheil jedes dieser Vorgänge an den einzelnen Gestaltungen zu ermitteln, sondern auch diese komplexen Wirkungen selber in ihre weiteren und immer weiteren Komponenten zu zerlegen.

»Außer den Wirkungsweisen resp. Energien der Entwicklung sind ebenso die Wirkungsweisen resp. Energien der Erhaltung und der Rückbildung der organischen Formen und ihrer Träger, der Elementartheile, besonders zu erforschen; wennschon es wahrscheinlich ist, dass die ‚Erhaltung‘ oft bloß den ‚Gleichgewichtsfall‘ verschiedenartiger, auch bei der ‚Entwicklung‘ thätiger gestaltender Wirkungsweisen darstellt, und dass bei der nachfolgenden ‚Rückbildung‘ dies Gleichgewicht zu Gunsten der alterirenden, vernichtenden Komponenten gestört ist. Neben der Aufsuchung solcher Verhältnisse ist aber andererseits noch zu prüfen, ob nicht doch jeder dieser Stufen noch besondere, ihr eigenthümliche gestaltende Wirkungsweisen zukommen.

»Entsprechend ferner der doppelläufigen, phyletischen und ontogenetischen Entwicklung muss die Entwicklungsmechanik die Ursachen resp. Wirkungsweisen jeder dieser beiden Entwicklungsarten zu erforschen suchen; und es ist danach eine ontogenetische und eine phylogenetische Entwicklungsmechanik auszubilden (siehe auch 1, Bd. II. pag. 60).

»Da die ontogenetische Entwicklungsmechanik rasch in unserer Gegenwart ablaufendes Geschehen zum Gegenstande ihrer Forschung hat, so wird sie naturgemäß weitaus ergiebiger werden als die phylogenetische, deren Geschehen größtentheils der Vergangenheit angehört und, so weit es jetzt noch stattfindet, zumeist nur äußerst langsam sich vollzieht. Doch werden, in Folge des innigen Causalnexus beider, viele Ergebnisse der ontogenetischen Forschung Folgerungen auch auf phylogenetische Vorgänge zu ziehen gestatten und daher Licht auch auf diese werfen; außerdem ist auch die Phylogenie innerhalb ihrer jetzt sich vollziehenden Vorgänge der

causalen Forschung nicht ganz unzugänglich; zumal kann auf experimentellem Wege mancher 'ursächliche Zusammenhang ermittelt werden, wie dies z. B. durch künstliche Zuchtwahl bereits geschehen ist.

Die Komponenten s. Faktoren, mit denen die Phylogenie bis jetzt ausschließlich gearbeitet hat, die Variation (Anpassung HAECKEL's) und die Vererbung, sind noch complicirter als die oben genannten komplexen Wirkungsweisen. Doch repräsentirt diese Unterscheidung gleichwohl die Analyse einer außerordentlich großen Mannigfaltigkeit auf zwei, allerdings im Speciellen ihrer Wirkungsweise selber außerordentlich mannigfache, also nicht 'beständige' Komponenten. Das Wort 'Variation' ist in noch viel höherem Maße als das Wort 'Vererbung' ein Sammelname für in gewisser Hinsicht gleichartige Resultate, welche aber auf sehr verschiedenen Wirkungsweisen beruhen können. Es wird daher eine weitere Aufgabe der Entwicklungsmechanik sein, die mannigfachen beständigen Unterkomponenten der so bezeichneten Wirkungen und danach wiederum deren ursächliche Wirkungsweisen aufzusuchen.

Auch damit ist schon ein erfreulicher Anfang gemacht. Stellte DARWIN's Zuchtwahllehre allein Aufspeicherungsursachen gegebener Eigenschaften auf Grund des Übrigbleibens, des Nichtzugrundegehens dar, so gewährt die neue Metamorphosenlehre JULIUS VON SACHS' bereits einen Einblick in wirklich thätige, also direkte Bildungsursachen, in gestaltende Wirkungsweisen der Vorgeschichte der Organismen.

Ib. O. HERTWIG's Kritik und eigene Auffassung.

HERTWIG kommt zu dem Ergebnis, dass das vorstehend geschilderte Programm nichts Neues enthält und enthalten kann, und dass daher auch kein Grund vorliegt, von einer neuen oder jungen causalen Forschungsrichtung in der Zoologie und menschlichen Anatomie zu reden.

Der Autor begründet seine Ansicht in folgender Weise:

Die oben auf pag. 4 zunächst formulirte Aufgabe, die Bewegungen, also die Bahnen, Drehungen und Geschwindigkeiten aller Theile des Eies und Embryos zu erforschen und genau zu beschreiben, ist unausführbar; denn wir können diese Theile nicht einzeln unter dem Mikroskop verfolgen, theils weil sie von der Oberfläche zeitweilig in die Tiefe gelangen, theils weil die kleinsten gesonderten Bahnen einschlagenden Theilchen überhaupt unsichtbar sind.

Außerdem würde nach O. HERTWIG diese genaue Beschreibung und die mathematische Berechnung dieser Verhältnisse einen im Verhältnis zu der aufgewendeten Mühe nur sehr geringen Werth haben; wie man denn vielerlei mathematisch berechnen könne, ohne dass es den geringsten Werth habe, wie z. B. die Berechnung der Bahnen eines Mückenschwarms (pag. 38). Letzteres Beispiel ist wohl an dieser Stelle nicht gut am Platze, da es sich bei den Bewegungen der Theile des Eies resp. Embryos normaler Weise um typische, also bei allen Eiern derselben Art in gleicher Weise vorkommende, somit normirte Bewegungen handelt, deren mathematisch genaue Ermittlung einen unvergleichlich höheren Werth hat als die Berechnung der Bahnen eines Mückenschwarms.

Im Übrigen wissen die Leser des vorstehenden Programmes aus pag. 5, dass HERTWIG in dieser angeblich gegen mich gerichteten und mit allerhand komischen Übertreibungen ausgestatteten Ausführung gleichwohl im Wesentlichen nur meine Ansichten vertritt. Ich selber habe diese Aufgabe nur als die Weiterführung der rein »deskriptiven« Forschung charakterisirt und dabei nicht von einer neuen Wissenschaft gesprochen; außerdem aber wurde sogleich beigelegt, dass wir allein auf dem Wege der direkten Beobachtung in dieser Beziehung nicht weit kommen werden. Immerhin müssen wir aber nach meiner Meinung streben, auch nach dieser Richtung hin unsere Kenntnisse möglichst zu vervollständigen.

Bezüglich der mathematischen Berechnung habe ich schon bei viel einfacheren biologischen Aufgaben ausgesprochen, dass diese über unsere Fähigkeiten hinausgehen (s. 1, Bd. I. pag. 672); und außerdem wurde von mir (siehe oben pag. 29) gegenüber H. DRIESCH, der in einer seiner ersten Schriften diese Aufgabe als nächste bezeichnet hatte, eingewandt, dass eine solche Aufgabe (abgesehen von eventueller bloß heuristischer Verwendung) überhaupt erst nach annähernder Durchführung der qualitativen causalen Analyse in Angriff zu nehmen sei. HERTWIG richtet auch hier seine Reproduktion meiner Ansichten anscheinend berichtend an meine Adresse.

Diese neue Kenntnis würde aber selbst bei ihrer Vollendung nach meiner Meinung aus den oben (s. pag. 6 und 10) dargelegten Gründen keine genügende causale Erkenntnis gewähren; wohl aber würde dies, wie wir sehen werden, für HERTWIG der Fall sein. Sie fällt aber für ihn als nicht erwerbbar weg.

Dagegen wurde von mir (s. o. pag. 5) betont, dass, wenn wir auch die kleinen Theile nicht in ihren Bahnen direkt beobachten können,

wir darum doch noch nicht vollkommen auf die Ermittlung solcher Bahnen zu verzichten genöthigt sind, da uns noch ein zweiter Weg ihrer Erforschung offen steht, derjenige der Ermittlung durch Schließen auf Grund der Causalität.

Der Autor wendet sich nun, wie er meint, zu unserem eigentlichen Programm, also nach unserer Auffassung zur: »exakten« Erforschung der »direkten« Ursachen der organischen Gestaltungen, in welchem wir selber das Neue erblicken. HERTWIG kann jedoch darin nichts Neues finden, da er von diesem Programm das hier durch die Worte: exakte Erforschung der direkten Ursachen Bezeichnete nicht in sein Bewusstsein aufgenommen hat.

Das Ziel selber im Allgemeinen: die Erforschung ursächlicher Verhältnisse der organischen Gestaltungen ist natürlich nicht neu. Um dies auszudrücken, habe ich C. E. v. BAER als einen Autor citirt, der dasselbe sogar schon in ziemlich specieller Fassung aufgestellt hat (s. o. pag. 14 und 16). HERTWIG lässt dies aus und bringt dasselbe Citat später von seiner Seite als gegen mich gerichtet. Schon bei CASPAR FRIEDR. WOLFF finden wir diese Aufgabe ähnlich formulirt. Das Programm »rerum cognoscere causas« ist noch erheblich älter. Auch bei CARTESIUS und ARISTOTELES findet sich die Erforschung der Ursachen der Organismen als wünschenswerthes Ziel aufgestellt.

Das Ziel hat also schon sehr Vielen vorgeschwebt. Aber weniger darum handelt es sich, als um die anhaltende, von Erfolg begleitete Arbeit nach demselben.

HERTWIG sagt dem entsprechend (pag. 8): »Neu ist ein Ziel, wenn es wesentlich verschieden von den Zielen ist, welches die Forscher bisher verfolgt haben.« Unter »bisher« versteht er im vorliegenden Falle: bis zur Aufstellung meines Programmes.

Er weist nun seinerseits darauf hin, dass die bisherige beschreibende Erforschung der während der Entwicklung des Individuums aus dem Eie ablaufenden normalen Formänderungen bereits causale Erkenntnis darstellt, da jedes frühere Stadium die Ursache des folgenden ist. Das bestreitet wohl Niemand.

Da wir jetzt zu dem Kernpunkt unserer Differenz kommen, so seien HERTWIG's Ansichten hier unter Verwendung seiner eigenen Worte reproducirt.

(pag. 36) »Eine lebende Froschkeimblase ist der Grund, welcher mit unfehlbarer Nothwendigkeit zur Entstehung einer Froschgastrula als Folge führt, wenn sonst die äußeren Ursachen oder die Bedingungen zur weiteren Entwicklung erfüllt sind. Für die Worte Grund und

Folge kann man ebenso gut auch die Worte Ursache und Wirkung setzen. Daher stellt die entwicklungsgeschichtliche Forschung, welche die Umwandlung der Froschkeimblase in die Gastrula ‚beschreibt‘, ein ursächliches Verhältnis und, sofern sie das für alle Stadien der Entwicklung des Frosches aus dem Ei thut, das Entwicklungsgesetz des Frosches dar.

»In dieser Richtung hat die Forschung seit fünfzig Jahren die wichtigsten causalen Erkenntnisse zu Tage gefördert. Ist nicht causal die Erkenntnis, dass die Eier und Samenfäden einfache Elementarorganismen oder Zellen sind, und dass sie schon als solche, wenn die geeigneten Bedingungen erfüllt sind, alle Ursachen (von den *causae externae* abgesehen) in sich vereinigen, welche zur Entstehung des neuen Geschöpfes erforderlich sind und sie sofort auch in Wirksamkeit treten lassen? Ist nicht causal die Erkenntnis, welche uns zeigt, in welcher Weise Stufe für Stufe Ursachen und Wirkungen (Zellvermehrung, ungleiches Wachstum, Einfaltung, Ausstülpung etc.) sich in gesetzmäßiger Weise abspielen und eine Entwicklungsform nach der anderen ins Dasein treten lassen; dass der Entwicklungsprocess in seinen ersten Gründen auf der fast ins Unendliche fortschreitenden Vermehrung der Eizelle auf dem Wege der Selbsttheilung beruht, dass die Zellen sich nach festen Gesetzen zu Keimblättern zusammenordnen, dass fast alle noch so complicirt gebauten Organe des erwachsenen Thieres nach einigen wenigen, einfachen Wachstumsprincipien durch Einfaltung und Ausstülpung der Keimblätter oder durch Auswanderung von Zellen aus dem epithelialen Verbande formal entstanden sind?«

Unsere Leser wissen, dass wir diese Kenntniss auch für nöthig halten und hochschätzen, dass sie uns aber noch nicht causal befriedigt.

(pag. 38) »Die hier vorgetragene Ansicht, welche in der Entwicklung eines Organismus ein System ursächlich verbundener Erscheinungen erblickt und daher nicht zögert, die über sie handelnde Wissenschaft auch eine causale zu nennen, weil sie Erscheinungen in ihrem nothwendigen Causalnexus darzustellen hat, will Roux nicht gelten lassen. Er will die gegenwärtige Ableitung der Formbildungen von Faltungen und Ausstülpungen einer Zellenmembran (soll wohl heißen: aus Zellen gebildeten Membran, Ref.) von Verschmelzungs- und Abschnürungsvorgängen u. dgl. nicht als eine causale Analyse anerkennen, ebenso wenig die Zurückführung der genannten Vorgänge ‚auf Ver-

größerung, Verkleinerung, Umgestaltung, Theilung und Umordnung der Zellen'. Roux nennt diese Unterscheidungen bloß gestaltliche; eine Analyse aber der organischen Gestaltungsvorgänge nach den Ursachen und deren specifischen Kombinationen' lässt er noch ausstehen.«

Ich erinnere hierza an unsere Ausführungen auf pag. 9, in denen gezeigt wurde, dass z. B. Zellwanderung durch sehr verschiedenartige Wirkungsweisen hervorgebracht werden kann, und in denen es als wünschenswerth bezeichnet wurde, die wirklichen ursächlichen Wirkungsweisen der Vorgänge, z. B. der Vergrößerung, Verkleinerung, Umgestaltung und Theilungen der Zellen zu ermitteln.

HERTWIG fährt fort:

»Derartige und andere höchst unklare Urtheile von Roux finden ihre Erklärung hauptsächlich darin, dass er dem Begriff 'Ursache' eine falsche Fassung gegeben hat. Für ihn ist Ursache gleich Kraft. 'Da man die Ursachen jeden Geschehens Kräfte resp. Energien nennt', bemerkt er, 'so kann man als das allgemeine Ziel der Entwicklungsmechanik die Ermittlung der gestaltenden Kräfte oder Energien' bezeichnen. In diesem einen Satze liegt wegen der aus ihm abgeleiteten Konsequenzen die Quelle vieler Irrthümer und Selbsttäuschungen, liegt die ganze Unklarheit und eitle Selbstüberhebung des Roux'schen Standpunktes. Daher hat hier unsere Kritik an erster Stelle einzusetzen!«

(pag. 43) »Mit SCHOPENHAUER, LOTZE u. A. nennen wir causal die Forschung und die Wissenschaft, welche uns die Erscheinungen dieser Welt in ihren ursächlichen Zusammenhängen darstellt, das heißt: uns nachweist, dass Erscheinungen in nothwendigem Verhältnis von Ursache und Wirkung zu einander stehen. Wir nennen es daher, wie schon früher erwähnt wurde, ein causales Verhältnis erforschen und erklären, wenn gezeigt wird, 'wie' sich die Gastrula 'durch Einfaltung' aus einer Keimblase, das Rückenmark 'durch Zusammenfallen' einer Zellenplatte zum Rohr anlegt etc.«

Aus diesen Citaten ersehen wir, was O. HERTWIG wirklich meint: Die formale Ableitung des späteren Stadiums aus dem früheren Stadium ist ihm nicht bloß ein und zwar ein nur sehr allgemeines, im Speciellen unbestimmtes causales Verhältnis, sondern sie ist ihm das causale Verhältnis *κατ' ἐξοχήν*, das genügende causale Verhältnis; die Ableitung der Organe aus einem Keimblatt durch

Biegung, Faltung, Abschnürung ist ihm die genügende causale Ableitung.

Doch gleich an das letzte Citat schließt er eine Äußerung an, die dieser Selbsteinschränkung zu widersprechen scheint, denn er sagt:

»So weit die Dinge, welche dem Causalitätsgesetz unterliegen, der ‚sinnlichen‘ Welt angehören, lassen sich ihre ursächlichen Zusammenhänge auch beschreibend darstellen. Wir denken daher von einer deskriptiven Wissenschaft, welche in ihrer Vollendung gedacht, den Causalnexus der Erscheinungen vollkommen beschreibt, sehr hoch und sind der Meinung von SCHOPENHAUER: ‚Was wir aus seinen Ursachen verstehen, das verstehen wir, so weit es überhaupt für uns ein Verständnis der Dinge giebt.‘«

Abgesehen von der anfänglichen, nicht richtigen Begründung stimmen wir dem zu. Auch wir würden von einer deskriptiven Wissenschaft, welche in ihrer Vollendung gedacht, den Causalnexus der Erscheinungen vollkommen beschreibt, sehr hoch denken!

HERTWIG fährt fort (pag. 44):

»In diesem Sinne bezeichnet KIRCHHOFF die Mechanik selbst, welche doch allgemein als der am meisten vollendete Zweig der Naturwissenschaft und als das Vorbild aller übrigen Zweige gilt, als eine beschreibende Wissenschaft. Er stellt als die Aufgabe der Mechanik hin, die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen zu beschreiben, und zwar vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben¹⁾. Er will damit sagen, dass es sich nur darum handeln soll, anzugeben, welches¹⁾ die ‚Erscheinungen‘ sind, die stattfinden; dagegen will er den Begriff ‚Kraft‘, wegen der ihm anhaftenden Unklarheit, dabei ganz aus dem Spiel lassen.«

»Wie die Begriffe ‚Ursache und Wirkung‘ ist jetzt auch der Begriff ‚Kraft‘, welcher in der Definition der Entwicklungsmechanik eine so verhängnisvolle Rolle spielt, noch einer genaueren Analyse zu unterwerfen.«

Dass sich auch die Causalzusammenhänge der sinnlichen Welt beschreibend darstellen lassen, wird wohl gleichfalls Niemand bezweifeln; und HERTWIG hätte erwähnen können, dass ich selber (1, Bd. II. pag. 3) auf diese Äußerung KIRCHHOFF's hingewiesen habe.

Aber HERTWIG übersieht dabei das Wesentlichste der Sache: Ehe wir die Causalzusammenhänge »beschreiben« können, müssen wir sie selber erst ermittelt haben.

¹⁾ Diese Wörter sind vom Autor in dieser Weise hervorgehoben.

HERTWIG sagt: »Er (KIRCHHOFF) will damit sagen, dass es sich nur darum handeln soll, anzugeben, welches die Erscheinungen sind, die stattfinden.«

Das Unangenehme bei unserer Aufgabe ist jedoch, dass die ontogenetischen Vorgänge selber uns eben größtentheils »nicht erscheinen«, dass wir, wie Eingangs dargestellt wurde, bloß die groben formalen Resultate derselben wahrnehmen können. An dieses Unvermögen knüpft aber HERTWIG nicht an; er fragt nicht: Wie können wir diese für uns unsichtbaren Erscheinungen ermitteln? Wenn er danach fragte, würde er auf unser Programm kommen.

Es giebt aber außer den Vorgängen, welche bloß zufolge ungünstiger Umstände für uns nicht sichtbar sind, auch noch solche, welche überhaupt nicht sichtbar sind. Auch diese möchten wir möglichst weit erforschen, können sie theilweise erforschen und dann beschreibend (!) darstellen; das sind die Wirkungsweisen, auf denen das formale Geschehen beruht, durch welche es hervorgebracht wird.

Nach diesen fragen die rein deskriptiven Forscher und mit ihnen HERTWIG in ihrem Programm nicht; es wird im Gegentheil von vorn herein auf dieses Streben nach Vollständigkeit der causalen Erkenntnis verzichtet, und man begnügt sich mit der Erforschung des »Scheins«, der wirklichen »Erscheinung«, das heißt dessen, was wir sei es direkt als Vorgang oder an fixirten Stufenreihen sehen können: mit der Erforschung der Formwandlungen von Ei und Embryo, mit der Zurückführung dieser Formwandlungen auf Faltung, Biegung, Abschnürung, sichtbare Zellenwanderung u. dgl. Deshalb konnte HERTWIG, da er sich mit dem direkt Wahrnehmbaren und den aus ihm ableitbaren unbestimmten Folgerungen vollkommen zufrieden und am Ende des für ihn zu Erstrebenden wie des zu Erkennenden fühlt, auch (pag. 67) sagen:

»In dem Entwicklungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher ihre Geheimnisse offen vor, bietet ihm die Quelle unermesslicher Erkenntnis, die nicht erst durch das Experiment erschlossen zu werden braucht.«

Das ist der Punkt unserer Differenz. Unser Ziel existirt gar nicht für ihn. Ich habe in meiner ersten Orientierungsarbeit (s. o. pag. 7) gezeigt, dass schon eine einfache Biegung einer Platte durch außerordentlich verschiedene innere Vorgänge und durch entsprechend verschiedene ursächliche Wirkungsweisen bewirkt werden kann, und dass es daher nöthig ist, im

Einzelfälle die wirklichen Vorgänge und deren ursächliche Wirkungsweise zu ermitteln. Ich bitte den Leser, diesen für das Verständnis alles Folgenden wichtigen Abschnitt auf pag. 7—12 jetzt noch einmal zu lesen.

Alle diese Kenntniss ist für HERTWIG überflüssig; er begnügt sich mit dem formalen »Schein« und ahnt gar nicht, dass diese seine »Genügsamkeit« die Ursache unserer Differenz ist.

Wer solches causales Bedürfnis nicht empfindet, der kann auch leicht über »das in letzter Zeit ‚plötzlich‘ gesteigerte Causalitätsbedürfnis« witzeln.

HERTWIG's Auffassung ist im Wesentlichen noch diejenige des uns Beiden gemeinsamen Lehrers ERNST HAECKEL. Dieser erklärt (von der Caenogenesis abgesehen, deren Ursachen er als zu erforschen nöthig bezeichnet) das sogen. biogenetische Grundgesetz für die vollkommen zureichende »Erklärung« der Ontogenese; auch er ist mit der vollständigen Beschreibung der Formwandlungen vollkommen zufrieden und kann nicht zugestehen, dass es nöthig sei, ja dass es überhaupt einen Werth habe, genau zu ermitteln, durch welche Wirkungen resp. Kräfte diese sichtbaren Änderungen selber hervor gebracht werden: — eine Einschränkung der Aufgabe, die ich schon als sein Schüler nicht habe verstehen können.

Etwas mehr und schon etwas detaillirtere und zuverlässigere causale Erkenntnis als die bloße Beobachtung der normalen Entwicklung eines Einzelwesens gewährt die vergleichende Betrachtung des normalen gestaltenden Geschehens, sowohl die ontogenetische wie die phylogenetische. Auf der so gewonnenen causalen Erkenntnis ist die Descendenzlehre errichtet worden, die ja gleichfalls eine sehr wichtige, wenn auch wieder in Bezug auf das Einzelgeschehen unbestimmte Causalität bezeichnet.

Die causale Erkenntnis, welche die vergleichende Anatomie und die vergleichende Embryologie gewähren, steht etwa in der Mitte zwischen der nur ganz allgemeinen, das heißt in Bezug auf das Specielle der Lokalisation und der Wirkungsweisen ganz unbestimmten, causalen Erkenntnis, welche die nicht vergleichende Entwicklungslehre des Normalen bietet, und der von uns erstrebten, in jenen Beziehungen viel bestimmteren und in diesem Sinne »exakten« causalen Kenntniss. Es lässt sich aber zwischen der causalen vergleichenden Erforschung des normalen gestaltenden Geschehens der Organismen und der von uns erstrebten keine scharf zu bestimmende Grenze ziehen. Desshalb folgert HERTWIG (pag. 22),

es bestehe überhaupt »keine wesentliche Verschiedenheit« zwischen den beiderlei causalen Bestrebungen. Das würde also bedeuten: weil man nicht weiß, auf welchem Stadium ein Kahlkopf beginnt, wo seine Grenze ist, so besteht auch kein Unterschied zwischen einem Kahlkopf und einem Kopf mit dichtem Haarschopf; oder weil man zwischen Roth und Gelb hundert gleichmäßig graduirte Zwischenfarben einschalten kann, existirt kein Unterschied zwischen Roth und Gelb.

Die vergleichenden Erforschungen des normalen Geschehens lehren uns, wenn sie auch schon manche wichtigen gestaltenden Korrelationen einander naher oder entfernter Theile des Organismus vermuthen lassen, doch überwiegend nur »formale« Gestaltungsweisen, das heißt, sie lehren die sichtbaren Gestaltänderungen kennen, aber nicht (oder doch nur vermuthungsweise) die Vorgänge, welche diese Gestaltänderungen hervorrufen. Dabei ist daran zu denken, dass jede sichtbare Gestaltänderung in Wirklichkeit das Resultat sehr vieler, verschiedener, zunächst unbekannter Vorgänge sein kann, dass daher eine solche Vermuthung wenig Aussicht hat, gleich das Richtige zu treffen. Wir dagegen wollen gerade diese besonderen ursächlichen Vorgänge ihrer Qualität und Lokalisation nach kennen lernen, was nur durch eine besondere Forschungsmethode möglich ist.

HERTWIG begründet seine Auffassung, dass die Entwicklungsmechanik kein neues Programm habe, noch damit, dass sie und die bisherige Forschung beide das »Wie« der Bildung eines entwickelten Organismus kennen lernen wollen. Letzteres ist richtig.

Die Erforschung des »Wie«, also der Art und Weise des Bildungsgeschehens, ist eine gemeinsame Bezeichnung für unsere im Speciellen von einander sehr verschiedenen Bestrebungen. Das »Wie« ist aber ein überaus weiter und vielseitiger Begriff, den man daher auch sehr verschieden auffassen kann; wir aber möchten, dass es bei dem uns interessirenden Geschehen möglichst vollständig erfasst werde. Das »Wie« umfasst in unserem Sinne auch das Warum, denn erst wenn wir letzteres kennen, ist unsere Kenntnis des Ersteren vervollständigt.

Dem entsprechend ist die Frage nach dem »Wie« zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Autoren auch in sehr verschiedener Ausdehnung gefasst worden. Meinerseits wurde ihm Ausdruck verliehen, indem ich sagte: wir müssen die ursächlichen Wirkungsweisen jedes ontogenetischen Geschehens ermitteln, während

O. HERTWIG schon zufrieden ist, wenn das für uns sichtbare Wie des Geschehens ermittelt ist, wenn die Bildung der Organe auf Faltung, Abschnürung von Keimblättern etc. zurückgeführt ist.

Das ist, um an ein früher gebrauchtes Gleichnis anzuknüpfen (1, Bd. II. pag. 142), ähnlich, als wenn Jemand von einem Luftballon aus 4000 m Höhe die Anlage und Ausbildung eines großen industriellen Etablissements, etwa einer Kanonenfabrik, beobachtet, Alles, was er von diesem entfernten Standpunkt aus sieht, vollständig beschreibt: die erste Anlageform und die erkennbare Struktur derselben, dann die weitere Ausdehnung dieser Anlage, ihre Verbreiterung, die Bildung von Strängen in der Anlage (Geleise), das gruppenweise Auftreten von viereckigen Gebilden (Arbeiterwohnungen) etc., und wenn dann auf Grund dieser Beobachtungen und Beschreibungen der Autor glaubt, das unten stattfindende Geschehen vollkommen erkannt zu haben.

HERTWIG hat also, wie wir sahen, in Folge des ungelösten alten Problems vom »Kahlkopf« oder vom »Haufen« keinen Unterschied zwischen den bisherigen und unseren neuen Zielen auffinden können.

Dagegen ist es ihm, entsprechend dem von uns oben auf pag. 35 gegebenen Citat, seiner Meinung nach gelungen, die Ursache aufzufinden, warum wir irrthümlicher Weise glauben, ein solches Ziel zu haben. Sie besteht darin, dass wir zwar, wie er glaubt, gleich der bisherigen Forschung die Ursachen des organischen Bildungsgeschehens ermitteln wollen, aber eine falsche Vorstellung von »Ursache« haben; dazu kommt, dass wir auch von der Ermittlung von Kräften sprechen, obschon die Philosophen längst festgestellt haben, dass Kräfte nichts Besonderes für sich, sondern etwas Gedachtes, den Erscheinungen Untergelegtes sind.

Die freundlichen Leser der obigen, hauptsächlich zu diesem Zwecke vorgenommenen umfangreichen Reproduktionen meiner früheren Äußerungen wissen zwar, dass ich unter den verschiedenen Formulierungen unseres Forschungszieles besonders die Ermittlung der Wirkungsweisen in den Vordergrund gestellt und weiterhin gesagt habe (s. o. pag. 17):

»Es sind die aufgefundenen beständigen gestaltenden Wirkungsweisen des lebenden Substrates selbst wieder von noch allgemeineren Wirkungsweisen abzuleiten, und diese selber schließlich gleich den mechanischen Massenwirkungen auf im Bereiche des Anorganischen erkannte Wirkungsarten, resp. auf die ihnen supponirten Kraftformen zurückzuführen.«

»Je nach der Definition von Ursache und Kraft erhält die specielle Definition unseres Zieles eine andere Fassung, womit aber praktisch nichts gewonnen ist (s. o. pag. 21).

»In so fern uns jedoch die Kräfte resp. Energien nur durch ihre besonderen Wirkungen, d. h. jede Art derselben durch ihre besondere Wirkungsweise bekannt werden, so lässt sich unsere Aufgabe auch als die Ermittlung der gestaltenden Wirkungsweisen definieren.« Diese Stelle folgt, wie ein Blick oben auf die vorstehende pag. 25 zeigt, in unmittelbarem Anschluss auf diejenige Stelle von den Kräften, an welche HERTWIG seine ganze, irrtümliche Polemik knüpft; und im Anschluss daran wird dann im Original von mir auf sieben Seiten eingehend über diese »Wirkungsweisen« gesprochen.

Nach Empfehlung möglicher Einschränkung in der Anwendung des auf anthropomorpher Auffassung beruhenden Ausdruckes »Naturgesetz« und seiner Eliminierung aus der Definition unserer Aufgaben, heißt es dann in der Einleitung des Archivs für Entwicklungsmechanik weiter:

»Definieren wir nunmehr die allgemeine Aufgabe der Entwicklungsmechanik auf die am wenigsten geheimnisvolle Begriffe einschließende, also einfachste und zugleich dem unmittelbaren Vorgehen am meisten sich anschließende Weise, so haben wir die organischen Gestaltungsvorgänge auf die wenigsten und einfachsten Wirkungsweisen zurückzuführen. Letzteres schließt schon ein, dass für jede dieser Wirkungsweisen der einfachste Ausdruck gesucht werde.«

Hätte unser Kritiker sich an diese von mir als die beste bezeichnete und weiterhin allein verwendete Definition gehalten, so würde seine missverständliche Auffassung unmöglich gewesen sein; oder hätte er sie nur in seinen Citaten mit verwendet, so würden die Leser seiner Einwendungen das Unrichtige derselben sogleich erkannt haben. Letzterem hat HERTWIG dadurch vorgebeugt, dass er alle die zahlreichen Stellen, in welchen die Ermittlung der gestaltenden Wirkungsweisen als unsere Aufgabe bezeichnet wird, konsequent ausgelassen hat. Außerdem aber unterstellt er mir willkürlich falsche Begriffe von Ursache und Kraft.

Mit dem Hinweis auf diese Definitionen unserer Aufgabe wird dem ersten, 60 Druckseiten umfassenden und reich mit Citaten aus philosophischen Schriftstellern ausgestatteten Abschnitt von HERTWIG's Buch der Boden entzogen.

Aus meinen Darlegungen ergibt sich wohl deutlich, dass gestrebt wurde, nicht nur den Ausdruck Naturgesetz, sondern auch den Begriff der Kraft aus den Definitionen unserer Aufgabe möglichst zu eliminiren und statt dessen dasjenige, was wir ermitteln können, also die beständigen Wirkungsweisen zu nennen. Immerhin habe ich, da diese Betonung der Wirkungsweisen neu, also den Lesern noch fremd ist, um an Bekanntes anzuknüpfen, immer noch dazwischen Formulierungen mit Verwendung des Kraftbegriffes und des Energiebegriffes angeführt. Ich eliminirte auch den Kraftbegriff nicht, weil er nicht brauchbar wäre, sondern weil er eine Komplikation der Vorstellung repräsentirt und nicht unbedingt nöthig ist. Deshalb habe ich auch meinen Lesern keine aus einem Philosophen entlehnte Definition desselben dargeboten.

Kräfte sind bequeme Hilfsbegriffe, die mit Vorliebe dann verwendet werden, wenn man sich die Ursache einer Erscheinung, also das der Erscheinung vorhergehende, sie hervorbringende Geschehen nicht deutlich vorstellen kann.

Auch den Energiebegriff habe ich in meinen Definitionen etwas zurückgedrängt oder, wie vielleicht Andere sagen werden, vernachlässigt. Dies geschah deshalb, weil ich das Aufsuchen des Specifischen des organischen Gestaltungsgeschehens, also der gestaltenden Wirkungsweisen als das Wesentlichste hinstellen wollte.

Für die Erledigung dieser allgemeinen Aufgabe: der Ermittlung der die specifischen organischen Gestaltungen hervorbringenden Wirkungsweisen, ist es nebensächlich, wo die Energievorräthe zu dem bezüglichen Geschehen lagern oder herkommen: ob sie als Nahrungsdotter schon zu einem großen Theil im Ei enthalten sind oder alle von außen her, sei es in Form von flüssiger, gasförmiger Nahrung, sei es als Wärme, Licht zugeführt werden. Diese Agentien sind ja für viele sehr verschieden gebaute Thiere nach Lokalisation und Beschaffenheit dieselben; also wird die specifische, typische Verschiedenheit der Gestalt und Struktur dieser Thiere nicht durch die Nahrung hervorgebracht oder auch nur bedingt; sondern die Verwendung der Nahrung zur Produktion typisch verschiedener Gestaltungen hängt wesentlich von der Beschaffenheit des thätigen Eies, also von seiner physikalisch-chemischen Struktur ab. Aus diesem Grunde ist die selbstverständlicher Weise gleichfalls nöthige Erforschung dieser Verhältnisse in dem Programm nicht besonders erwähnt worden.

Auch werden die gestaltenden Wirkungsweisen innerhalb sehr großer Organismengruppen im Wesentlichen dieselben sein, und die Unterschiede der producirtten Gestaltungen wesentlich auf quantitativen, lokalen und zeitlichen Unterschieden in der Bethätigung dieser Wirkungsweisen beruhen. Die »allgemeine Entwicklungsmechanik« kann also die genannten Verhältnisse etwas vernachlässigen.

Dagegen werden sie für die »specielle Entwicklungsmechanik« von größerer Bedeutung sein, obschon z. B. auch viele Thiere mit gleich großem und gleich gelagertem Nahrungsdotter sehr verschiedene Gestalt ausbilden.

Unter specieller Entwicklungsmechanik wird man die Lehre von der besonderen Verwendung zu verstehen haben, die im Einzelfalle von den allgemeinen gestaltenden Wirkungsweisen gemacht wird. Dabei werden auch die Lokalisation der Nahrung als der Energievorräthe, sowie die Bahnen, die sie zu ihrer Verwendung und bei ihrer Verwendung einschlagen, von großem Interesse sein. Doch sind über die Bahnen der Energie bei ihrem Wirken selbst die Physiker trotz der einfacheren Verhältnisse ihrer Untersuchungsobjekte manchmal noch im Zweifel.

Ursache eines Geschehens ist ein diesem Geschehen vorausgehendes Geschehen, aus welchem das ersterwähnte Geschehen mit Nothwendigkeit folgt. Häufig besteht das vorausgehende Geschehen aus mehreren zusammenwirkenden Theilen, den sogenannten Komponenten oder Faktoren, von denen ein oder mehrere schon lange vorher bestehen, also einen Zustand darstellen, während nur eine Komponente unmittelbar vorher neu hinzukommt; diese Komponente stellt also das letzte der Wirkung vorhergehende Ereignis dar. Populärer Weise bezeichnet man gewöhnlich nur dieses letzte Ereignis als die Ursache des Geschehens. So bezeichnet man z. B. bei der Explosion einer Pulvermine gern den Funken als die Ursache der Explosion, während doch das Pulver ebenso nöthig dazu ist; nur war dieses vielleicht schon lange vorher da, während erst mit dem Hinzukommen des Funkens die Explosion stattfand. Ebenso ist die Ursache eines rollenden Billardballes nicht bloß der mit dem Quene gegebene Stoß, sondern auch der Billardball. Die Ursache einer fliegenden Kanonenkugel ist nicht bloß der Funken, das Pulver und die Kugel, sondern auch das Kanonenrohr; diese alle zusammen bilden die Komponenten des Fliegens einer Kanonenkugel. Eine in dieser Weise angegebene

Ursache eines Geschehens heißt die »vollständige Ursache« des Geschehens.

In diesem Sinne haben wir gesagt, dass kein Geschehen »einseitig« bedingt sein kann, dass kein Geschehen bloß eine Komponente, sondern mindestens zwei Komponenten, s. Faktoren, z. B. den Billardball und das bewegte, ihn stoßende Queue haben muss. Alle Komponenten einer Wirkung müssen vorher »existiren«, sie brauchen aber nicht alle unmittelbar vorher »anzufangen«, heißt es daher in der Logik.

Von diesen unseren Ausführungen ist HERTWIG anscheinend nichts bekannt.

Man betrachtet üblicher Weise das Geschehen auch auf eine andere einseitigere Art, indem man ihm eine Kraft unterlegt und dann die Kraft als die Ursache des Geschehens bezeichnet. An diese nicht philosophische, aber den Physikern geläufige, z. B. auch von KIRCHHOFF (23, Vorrede pag. III) erwähnte Definition habe ich der Mehrseitigkeit der Darstellung halber neben der zumeist bevorzugten philosophischen Definition des Begriffes Ursache auch einmal angeknüpft (s. o. pag. 25). HERTWIG ist der Gebrauch dieser Definition unbekannt, weil die Philosophen der Vereinfachung halber den Kraftbegriff aus ihrer Definition der Ursache eliminiren. Daran klammert er sich nun und bringt seitenlange philosophische Citate dagegen.

Es ist ihm somit auch nicht bekannt, dass die Zeit, zu welcher die Naturforscher noch in der von dem Philosophen gertügten und bekämpften falschen Vorstellung von den »Kräften« befangen waren, schon lange vortüber ist. Wenn er statt Philosophen, und zwar meist älterer Philosophen, moderne Naturforscher, besonders Physiker, gelesen hätte, so hätte ihm das nicht entgehen können. Was er erst noch durch seine Citate zu erkämpfen für nöthig hält, ist sogar bereits schon populär geworden; und wir haben uns dem entsprechend ausgedrückt (s. o. pag. 40).

Nach den reichen philosophischen Lesefrüchten folgt dann eine Darstellung von HERTWIG's eigenen Auffassungen, der wir einige Aufmerksamkeit zu widmen Veranlassung haben.

Er erwähnt zunächst (pag. 45) die bekannte Thatsache, dass die Kräfte bloß von uns den Erscheinungen untergelegte Begriffe sind: »Die Physik beschäftigt sich daher streng genommen nicht mit der Erforschung der magnetischen und elektrischen Kraft etc., vielmehr mit der Erforschung von Erscheinungen, welche für

unser Denken etwas Gemeinsames haben, das wir unter dem abstrakten Begriff der magnetischen, der elektrischen Kraft etc. oder des Magnetismus und der Elektrizität zusammenfassen.« »Mit vollem Rechte hat daher KIRCHHOFF, wie oben erwähnt wurde, als die Aufgabe der Mechanik bezeichnet: die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben, und hat daher die Mechanik als die Wissenschaft von der Bewegung bezeichnet« (pag. 46).

So weit können wir dem Autor im Wesentlichen zustimmen. Nun aber folgt HERTWIG's eigene Interpretation. Er fährt fort:

»Denn über das Wesen der für das Zustandekommen der Bewegungen angenommenen Grundkräfte in der Mechanik kann uns die Forschung nicht mehr ‚lehren‘, als es die auf die einfachste Weise gegebene ‚Beschreibung‘ von den Bewegungen der Körper thut« (pag. 46). Und er fährt unmittelbar fort: »Angesichts der Aussprüche von ROUX und manchen anderen Forschern, welche die Erforschung der gestaltenden Kräfte oder Energien, der verae causae, als die wahre Aufgabe der Biologie hinstellen, scheint es uns an der Zeit diese Verhältnisse wieder einmal klar zu legen.«

Obleich wir uns nicht besonders für die Kräfte, sondern direkt für die Wirkungsweisen engagirt haben, wollen wir uns doch den Sinn dieser Äußerung HERTWIG's klar machen. Derselbe ist offenbar der, dass die Forschung über die Kräfte uns nichts mehr lehren kann als es die auf die einfachste Weise gegebene Beschreibung thut; und HERTWIG überträgt diese Auffassung von der Massenmechanik, welche es ja mit leicht übersehbaren Vorgängen zu thun hat, durch seinen Nachsatz sogleich auf die Biologie, speciell auf die Entwicklungsmechanik.

HERTWIG ahnt offenbar nicht, dass das, was KIRCHHOFF unter NB. vollständiger und einfachster Beschreibung versteht, etwas ganz Anderes ist, als was er selber sich dabei denkt. Es handelt sich nicht, wie er glaubt, um einfache, das heißt kurze und klare sowie vollständige Beschreibung des unmittelbar Wahrnehmbaren einer einzelnen Bewegung; sondern erst die auf Grund überaus vielseitiger Beobachtungen, in schwierigen Fällen auch auf Grund besonderer Experimente, gewonnene Einsicht vom Wesentlichen dieser Vorgänge ermöglicht die von KIRCHHOFF gemeinte vollständige und einfachste, das heißt »mit den wenigsten und allgemeinsten Annahmen auskommende« Beschreibung des wirklichen Geschehens, nicht bloß seines äußeren Scheins.

In diesem Sinne sagt KIRCHHOFF selber auf der ersten Seite seines Buches (23) unmittelbar nach der von HERTWIG citirten Definition der Mechanik Folgendes:

»Es soll die Beschreibung der Bewegung eine vollständige sein. Die Bedeutung dieser Forderung ist vollkommen klar: es soll eben keine Frage, die in Betreff der Bewegungen gestellt werden kann, unbeantwortet bleiben.

»Nicht so klar ist die Bedeutung der zweiten Forderung, dass die Beschreibung die einfachste sei. Es ist von vorn herein sehr wohl denkbar, dass Zweifel darüber bestehen können, ob eine oder die andere Beschreibung gewisser Erscheinungen die einfachere ist; es ist auch denkbar, dass eine Beschreibung gewisser Erscheinungen, die heute unzweifelhaft die einfachste ist, die man geben kann, später, bei weiterer Entwicklung der Wissenschaft durch eine noch einfachere ersetzt wird. Dass Ähnliches stattgefunden hat, dafür bietet die Geschichte der Mechanik mannigfaltige Beispiele dar.«

Da HERTWIG auch der Meinung ist, KIRCHHOFF bediene sich nicht des Begriffes Kraft, so sei noch ein weiterer Satz dieser ersten Seite des Buches citirt: »Bewegung‘ ist die Änderung des Ortes mit der Zeit; was sich bewegt, ist die Materie. Zur Auffassung einer Bewegung sind die Vorstellungen von Raum, Zeit und Materie nöthig, aber auch hinreichend. Mit diesen Mitteln muss die Mechanik suchen ihr Ziel zu erreichen, und mit ihnen ‚muss‘ sie die Hilfsbegriffe konstruiren, die sie dabei nöthig hat, z. B. die Begriffe der Kraft und der Masse.« KIRCHHOFF erwähnt noch besonders (Vorrede pag. IV), dass man auch auf dem von ihm eingeschlagenen Wege es mit dem Begriffe Kraft zu thun hat, der aber keine Unklarheit zur Folge hat, »da die Einführung der Kräfte hier nur ein Mittel bildet, um die Ausdrucksweise zu vereinfachen, um nämlich in kurzen Worten Gleichungen auszudrücken, die ohne Hilfe dieses Namens nur schwerfällig durch Worte sich würden wiedergeben lassen.« In verschiedenen Abschnitten handelt dann KIRCHHOFF auf seine Weise von Kräften im Speciellen.

Herr KIRCHHOFF hat wohl nicht geahnt, was sein Ausspruch über die »vollständige und möglichst einfache Beschreibung« der Massenbewegungen, also über das an sich schon einfachste, am leichtesten zu beobachtende und vorzustellende Geschehen durch eine den Sinn seiner Worte nicht erfassende Deutung und durch rein mechanische,

anpassungslose Übertragung auf ein anderes, der direkten Beobachtung viel weniger zugängliches Gebiet für Verwirrung anrichten würde.

Die Mechanik ist überhaupt nicht bloß auf »beschreibende« Weise entstanden, sondern unter Anstellung von zahllosen scharfsinnigen, analytischen Experimenten, die über ein Jahrhundert in Anspruch nahmen.

Erst so ist die Einsicht gewonnen worden, die zu deduktiver und mathematischer Bearbeitung die Möglichkeit bot; und dann endlich konnte nach über zweihundert Jahren ein KIRCHHOFF daran gehen, diese Vorgänge auf die »einfachste« und (möglichst) »vollständige« Weise zu »beschreiben«.

Bei dieser Forschungsarbeit sind viele Hypothesen gemacht und wieder verworfen, oder allmählich verificirt worden.

HERTWIG glaubt auch, NEWTON habe keine Hypothese gemacht. Er interpretirt daher den Satz: »hypotheses non fingo« als: »ich mache keine Hypothesen«.

NEWTON war aber Vertreter der Emanationshypothese des Lichtes und der auf diese gegründeten Theorie. Der Nachdruck in jenem Satze ist also wohl weniger auf hypotheses als auf fingo zu legen; und so bedeutet der Satz: Ich erdichte keine Hypothesen, sondern ich leite sie aus den Thatsachen selber ab.

Auch hat NEWTON mancherlei analytische Experimente gemacht, bis er unter Benutzung dieser und mit Verwerthung der Beobachtung des unmittelbaren Naturgeschehens zu seiner einfachen, allerdings sehr vorsichtig ausgesprochenen »Hypothese« kam, dass die Massen so auf einander wirken, als ob von ihnen selber (von ihren Mittelpunkten) die sichtbaren Näherungswirkungen ausgingen.

Die andere, neuerdings wieder von einigen Autoren vertretene Auffassung, dass die bezüglichlichen Wirkungen nicht von den sich nähernden Massen selber ausgehen, sondern durch äußere Einwirkungen auf diese Massen hervorgebracht werden, ist in der That viel complicirter¹⁾. NEWTON's Auffassung gestattet daher die »einfachste« Beschreibung des Geschehens.

HELMHOLTZ sagt so, unserer Auffassung wohl entsprechend, in

¹⁾ Wie durch primär abstoßende Wirkungen zweier Gebilde Näherung derselben in direkter Richtung hervorgebracht werden kann zeigt auf das Schönste mein Versuch der Selbstkopulation von Chloroformtropfen, welche auf gesättigter wässriger Karbolsäure schwimmen 1. Bd. II. pag. 34).

seinem Vorwort zu HERTZ's Principien der Mechanik (28) pag. XX: »Erst NEWTON kam zum Begriff der Fernkraft. Es ist bekannt, wie sehr Anfangs ihm selbst und seinen Zeitgenossen der Begriff unvermittelter Fernwirkung widerstrebte« (das ist eine Fernwirkung, ohne dass in dem zwischenliegenden Medium irgend eine Veränderung vor sich geht, wie bei Licht und Elektrizität. Ref.). »Die allgemeinen principiellen Sätze der Mechanik haben sich alle entwickelt unter der Voraussetzung von NEWTON's Attributen der konstanten, also auch konservativen Anziehungskräfte zwischen materiellen Punkten und der Existenz fester Verbindungen zwischen denselben. Sie sind ursprünglich nur unter der Annahme solcher gefunden und bewiesen worden.«

Erst die durch Vergleichung und Analyse vieler, zum Theil künstlich hervorgebrachter Fälle verschiedener Art gewonnene, das Wesentliche des Geschehens erfassende Einsicht gestattet die von KIRCHHOFF gemeinte vollständige und einfachste Beschreibung des mechanischen Geschehens.

Da es sich somit nicht, wie HERTWIG meint, um einfache Beschreibung des Gesehenen nach seinem äußeren Schein handelt, so hat dieser Autor bei seinem Ausspruch noch ein Zweites, fast noch wichtigeres Moment übersehen. Das bezügliche Geschehen muss nämlich überhaupt erst auf die von uns genannte Weise vollständig »erforscht« sein, ehe wir es vollständig und auf diese einfachste Weise beschreiben können. Die »Beschreibung« kann uns von diesem Wissen nichts »lehren«, was wir nicht zuvor auf nicht bloß das Gesehene beschreibende, sondern auf eine das Wesentliche aus wieder zum Theil experimentell erzeugten Fällen abstrahirende Weise erforscht haben.

Was so erforscht worden ist, das können wir dann auch beschreibend darstellen.

Das ist nun auch auf den schönen Ausspruch NAEGELI's anzuwenden: »Einen Naturvorgang begreifen heißt gleichsam nichts Anderes als ihn denkend wiederholen, ihn in Gedanken hervorbringen.« Dies ist sehr richtig, aber es genügt nicht, sich seinen sichtbaren Ablauf, also seinen äußeren Schein, denkend zu wiederholen; sondern es ist zuvor meist vieljährige und mannigfache experimentelle Forschung nöthig, bis wir einen Vorgang so weit erkannt haben, dass wir ihn selber, also das bei ihm stattfindende wirkliche Geschehen und Wirken uns annähernd vorstellen und daher »denkend wiederholen« können. So vollständig haben

wir noch gar keinen Vorgang erkannt, um ihn vollständig in Gedanken wiederholen zu können. Wir schreiten aber fortwährend weiter in solcher causaler Erkenntnis; das muss uns Trost und Genugthuung sein.

Das »Wie«, das eigentliche Wesen des Wirkens ist uns zwar in letzter Instanz immer unbekannt. Aber wir kennen doch schon recht verschiedene Wirkungsweisen im Bereiche des Anorganischen und Organischen; desshalb habe ich als unsere praktische, mit Erfolg angreifbare Aufgabe formuliert, das so überaus mannigfaltige organische gestaltende Geschehen jederzeit auf eine möglichst kleine Anzahl beständiger, das heißt sich stets gleich bleibender Wirkungsweisen zurückzuführen. Diese Zahl beständiger Wirkungsweisen wird zunächst ziemlich groß werden; aber sie wird durch weitere Zerlegung allmählich vermindert werden; und immer mehr werden wir später auf Wirkungsweisen kommen, die vom anorganischen Geschehen her bekannt sind. Mag sich stets die folgende Generation bemühen, die Zahl der ihr überlieferten noch komplexen aber beständigen Wirkungsweisen zu vermindern und somit die bekannten Wirkungsweisen zu verallgemeinern.

HERTWIG fasst dann sein Urtheil über unser Programm in die, wie wir sahen, nicht sachlich begründeten Worte zusammen (pag. 55):

»In seinen (scil. ROUX's) Schriften begegnet uns auf Schritt und Tritt die von SCHOPENHAUER und LOTZE getadelte Verwendung der Begriffe 'Ursache und Kraft'. In ihnen erhält ferner der Begriff der Causalität eine solche Fassung, dass man nicht weiß, was man auf dem Gebiete der Biologie überhaupt noch eine 'ursächliche Forschung' nennen soll. Denn wenn ROUX als solche 'die Ermittlung der gestaltenden Kräfte oder Energieen' bezeichnet, so stellt er der Entwicklungsmechanik eine Aufgabe, welche, streng genommen, die Naturwissenschaft überhaupt nicht erforschen kann, und trägt in ihre Definition gleich alle die Unklarheiten hinein, welche dem Begriff der Kraft anhaften. Bei solcher Unklarheit kann es uns fürwahr nicht Wunder nehmen, wenn ROUX von der gewaltigen Größe der Aufgabe seiner Entwicklungsmechanik mit einer gewissen ehrfurchtsvollen Scheu redet, als dem 'schwierigsten' Unternehmen, an welches sich der Menschegeist gewagt hat'.

»Die Schwierigkeit besteht eben darin, dass Niemand aus den genauer dargelegten Gründen näher angeben kann, was denn nun eigentlich erforscht werden soll. Es ist genau derselbe Zustand, der eintreten würde, wenn Jemand als die Aufgabe der

gesamten Naturwissenschaft die Erforschung der weltbildenden Kraft angeben wollte.«

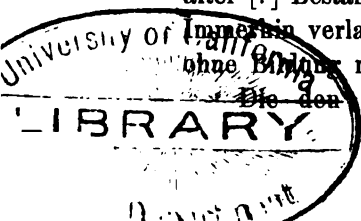
Also es kann Niemand angeben, was nach meiner Meinung nun eigentlich erforscht werden soll. Ich darf wohl hoffen, dass die Leser unseres vorstehend reproducirten Programms anderer Meinung sind; sie werden noch weiter darüber aufgeklärt sein, wenn sie auch den zugehörigen zweiten, über die Forschungsmethoden handelnden Abschnitt gelesen haben werden. Diese ganze Expektoration HERTWIG's hat zur Vorbedingung die von ihm streng durchgeführte Verschweigung des Wesentlichsten meines Programms, der Erforschung der gestaltenden Wirkungsweisen; und sie beruht andererseits auf der unrichtigen Auffassung HERTWIG's über meine Vorstellungen von Ursache und Kraft.

Ic. »Physik und Chemie kennen keine gestaltenden Kräfte«:
O. HERTWIG.

Vor dem eben citirten Endurtheil über das Programm der Entwicklungsmechanik fügt HERTWIG noch einen längeren Exkurs über die »gestaltenden Kräfte« ein, da wir gelegentlich der zu erforschenden gestaltenden Wirkungsweisen auch von den ihnen zu supponirenden gestaltenden Kräften gesprochen haben. Die Bezeichnung »gestaltend« wurde von mir angewendet zur Unterscheidung von den keine Gestaltungen oder nicht bleibende, sondern rasch vorübergehende Gestaltungen producirenden Funktionen, welche die gegenwärtige thierische Physiologie erforscht.

Die Organismen vollziehen bekanntlich außer den die Gestaltung bewirkenden Gestaltungsfunktionen noch andere die Erhaltung des Gestalteten bewirkende Funktionen: die Erhaltungsfunktionen. In der ersten Periode des individuellen Lebens treten die Gestaltungs-, in der zweiten Periode die Erhaltungsfunktionen in den Vordergrund. Doch kommen den Erhaltungsfunktionen in Folge des Vermögens der »funktionellen Anpassung« unter gewissen Verhältnissen auch bleibende, »gestaltende« Wirkungen in unserem Sinne zu; auch findet während der scheinbaren alleinigen Erhaltung gleichwohl durch innere Regeneration (Ausbesserung und Ersatz abgenutzter oder zu alter [?] Bestandtheile) auch Produktion bleibender Gestaltung statt. Immerhin verlaufen die reinen Erhaltungsfunktionen an sich zumeist ohne Bildung neuer bleibender Gestaltung.

Die den Morphologen interessirenden Gestaltungen sind aber



während der embryonalen Entwicklung größtentheils scheinbar nicht bleibende, da sie durch die weiterschreitende Entwicklung rasch umgeändert werden. Sie stellen dabei aber doch nothwendige Vorstufen nachfolgender bleibender Gestaltungen dar und gehören in diesem Sinne zu den »bleibenden« Gestaltungen. Auch handelt es sich überhaupt nicht um lebenslängliches Bleiben (wir erinnern nur an die wieder rückgebildeten Organe), sondern um die wichtigere Unterscheidung der »Dauergestaltungen« von den rasch vorübergehenden und immer in wesentlich gleicher Weise wechselnden Gestaltänderungen, die die Vollziehung der Erhaltungsfunktionen bedingt, wie z. B. die Gestaltänderungen bei der Thätigkeit der Muskeln oder der Drüsenzellen. Diese beiderlei Gestaltungen müssen wir unterscheiden, so wie man die bleibende Struktur einer Maschine von den wechselnden Zuständen derselben zu unterscheiden hat, die sie bei ihrer Thätigkeit durch die Drehung der Räder, Bewegung von Hebeln etc. fortwährend und in gleicher Weise sich wiederholend erfährt.

Es muss also Kräfte und Kräftekombinationen geben, welche allein oder vorzugsweise diese bleibenden Gestaltungen bewirken; wie es andererseits Kräfte und Kräftekombinationen geben muss, welche das Gestaltete in seinem Stoffwechsel erhalten und die Erhaltungsfunktionen des Ganzen vollziehen

Es giebt auch in der Physik viele Vorgänge (also Wirkungen von Kräften), die keine bleibenden, sondern rasch vorübergehende Gestaltungen hervorbringen; so das ruhige Fließen des Flusses in seinem Bette oder der Elektrizität im metallischen Leiter, die Beleuchtung von Gegenständen. Mit relativ geringer gestaltender Wirkung im Verhältnis zur Krystallisation, oder zur zerstörenden Wirkung des Sturmwindes, eines abnorm angeschwollenen Flusses, oder der einen Felsen sprengenden Mine ist ferner z. B. die bloße Erwärmung eines Körpers verbunden.

Dauernde oder vorübergehende Gestaltungen, sowie Vorgänge mit geringer oder starker Produktion von Gestaltung: das sind für die Physik im Allgemeinen untergeordnete Unterscheidungen; für uns als Morphologen aber sind es fundamentale Unterscheidungen. Daher habe ich die die organischen Gestaltungen bewirkenden Kräfte und Kräftekombinationen als »gestaltende Kräfte« und »gestaltend wirkende Kombinationen von Kräften« besonders bezeichnet.

Von diesen gestaltenden Kräften resp. gestaltenden Kombinationen von Kräften finden sich in meinen Arbeiten allge-

meinen wie speciellen Inhalts viele Beispiele gegeben, die ich mir erlaube, HERTWIG zur Lektüre zu empfehlen.

Es sei zunächst wieder an das Eingangs (pag. 7—12) ausführlich citirte Beispiel von den Biegung bewirkenden Kräften erinnert, da die Biegung einen generellen Grundvorgang der embryonalen Formbildung darstellt.

Ferner sei der Nachweis erwähnt (1, Bd. I. pag. 75), dass die Gestalt der Lichtung der Blutgefäße eine Anpassung an die Selbstgestaltungstendenz des Blutstrahles, also an die Resultirenden der im Blutstrahl wirkenden Propulsions- und Seitendruckkräfte darstellt; ferner die Ableitung der in neuen statischen Verhältnissen entstehenden, diesen aufs »Zweckmäßigste« angepassten Knochenstruktur von der Vertheilung der Druck- und Zugkräfte, die also dabei gestaltend wirken; weiterhin denken wir daran, dass G. BERTHOLD, O. BÜTSCHLI, QUINCKE u. A. die Kohäsionskraft der Oberflächenschicht von Tropfen zur Ableitung vieler Zellgestaltungen verwandt haben, wie auch ich neuerdings diese Kraft zur Ableitung der Selbstordnungsvorgänge der Furchungszellen herangezogen habe.

Mithin sind die verschiedenen Biegungskräfte, die hämodynamischen Kräfte, die im Knochen fortgepflanzten Druck- und Zugkräfte, die verschiedenen großen Kohäsionskräfte der Oberfläche von Tropfen sowie noch fast flüssiger Zellenoberflächen solche mehr oder weniger »bleibende« Gestaltungen veranlassende, also gestaltende Kräfte.

Aus dem Bereiche des Anorganischen sei noch der Krystalle gedacht, welche durch die supponirten Molekularkräfte ihre spezifische Gestaltung empfangen, ferner der vielfältigen Gestaltung der Gebirge, die durch die ungleiche Festigkeit der Gesteine (also wieder durch Molekularkräfte), wie andererseits durch herabfließendes Wasser, durch Frost (d. h. durch die Ausdehnung des Wassers beim Gefrieren), durch Wirkung der Kohlensäure etc. bedingt ist; weiterhin der Gestalt der Thäler, der Flussläufe und der sie bewirkenden Kombinationen von verschiedenen Kräften.

Wir möchten nun auch womöglich wissen, welche Kombinationen der im Anorganischen erkannten physikalisch-chemischen Kräfte bei den organischen gestaltenden Grundvorgängen: so beim Wachsthum (der Assimilation), bei der Zellwanderung, Zellstreckung, Zelltheilung etc. betheiligt sind, und wie, d. h. durch welche Arten von Wirkungsweisen diese Leistungen hervorgebracht werden etc.

Nach HERTWIG dagegen giebt es überhaupt keine gestaltenden

Kräfte; er leitet sogar aus einer philosophischen Definition des Begriffes der Kräfte ab, dass die Kräfte nicht gestaltend wirken können.

Wir wollen seinen Exkurs hier in toto verbotenus, also ohne jede Auslassung abdrucken, um der Einwendung vorzubeugen, seine Auffassung wäre durch unvollständige Wiedergabe entstellt worden. Denn wenn wir auch diese Auffassung durchaus nicht theilen, so charakterisirt diese eigene Darlegung HERTWIG's seine physikalischen und chemischen Ansichten besser als irgend eine Schilderung von fremder Seite dies zu thun vermöchte. Die Leser gewinnen vielleicht dabei auch gleich mir eine Aufklärung darüber, warum O. HERTWIG meine vielfach wiederholten Darstellungen unserer Aufgaben nicht verstanden hat und nicht verstehen konnte.

Er sagt (pag. 56): »Was sollen wir uns, bei Lichte besehen, unter Ermittlung von gestaltenden Kräften vorstellen? Physik und Chemie kennen solche vor der Hand nicht!«

(Von physikalischen gestaltenden Kräften haben wir vorher eben gesprochen; es sei daher hier in Bezug auf die gestaltende Wirkung chemischer Kräfte nur noch an die Stereochemie erinnert, die jetzt ihre Triumphe feiert und die auf der Annahme bestimmt ordnender, also gestaltender Atomkräfte beruht.)

Unser Autor begründet nun sofort die ausgesprochene Behauptung, indem er (pag. 56) fortfährt:

»Denn der Begriff ‚Kraft‘ zielt, wenn er mit Nutzen verwandt werden soll, immer auf das Allgemeine der Erscheinungen, auf allgemeine Eigenschaften der Materie; daher er am meisten in der Physik, schon weniger in der Chemie gebraucht wird und in der Biologie ohne Schaden entbehrt werden könnte. Die Verbindung der beiden Worte ‚gestaltende Kraft‘ insbesondere schließt eine naturwissenschaftlich brauchbare Verwendung des Kraftbegriffes geradezu aus. Denn Gestalt ist stets etwas Besonderes, etwas Konkretes, wodurch ein Ding sich vor einem anderen Ding auszeichnet. Der Ausdruck ‚gestaltende Kraft‘ ist wissenschaftlich ebenso werthlos wie die ‚Lebenskraft‘, welche LOTZE durch seine mechanischen Lehren hatte beseitigen wollen.«

Die Kräfte bewirken somit nach HERTWIG bloß »Allgemeines«; Gestalten aber sind etwas zu »Besonderes«, als dass sie durch Kräfte bewirkt werden könnten; daher kann es keine gestaltenden Kräfte, somit logischer Weise doch wohl auch keine Gestaltungs-

vorgänge, denen wir diese Kräfte supponiren könnten, also auch keine Gestalten geben? Das übertrifft noch die kühnsten Erwartungen, die man in Bezug auf Negation des Thatsächlichen von einem »reinen Theoretiker« hegen darf. Dagegen ist die Jahrhunderte dauernde Verleugnung der Meteoriten, »weil im Himmel keine Steine sind und also auch keine aus ihm herunterfallen können«, noch empirische Exaktheit; denn der Meteoritenfall ist doch, vom Ende August abgesehen, eine nicht allzu häufige Erscheinung, die auch nicht Jeder zu sehen bekommt, wie die Gestaltänderungen von Berg und Thal und die Krystallbildungen etc.

HERTWIG fährt fort:

»Eine genauere Analyse des Begriffes ‚gestaltende Kraft oder Energie‘ wird uns zeigen, wie wenig er leistet und wie wenig einer Erkenntnis durch ihn gedient wird.

»Wer von gestaltenden Kräften redet, kommt in die Lage, so viele einzelne Gestaltungskräfte annehmen zu müssen, als es verschiedene Gestalten giebt. Eine Kraft, welche einen Kochsalzkrystall erzeugt, muss von der Kraft, welche einen Krystall von Glaubersalz schafft, ebenso verschieden sein, als das auskrystallisirte Kochsalz sich in seinen Eigenschaften vom auskrystallisirten Glaubersalz unterscheidet. Und Gleiches gilt von jeder thierischen, von jeder pflanzlichen Gestalt. An Stelle des Heeres der organischen Gestalten erhalten wir auf diese Weise nur ein Heer von gestaltenden Kräften.«

Also die Krystalle werden von HERTWIG doch als gestaltete Gebilde angesehen; sie können bloß nicht durch »gestaltende Kräfte« hervorgebracht worden sein.

Der Autor fährt fort:

»Im Organismenreich zerfällt uns aber der Begriff ‚gestaltende Kraft‘ unter unseren Händen noch weiter. Jede organische Gestalt entwickelt sich, wie wir wissen. Im Entwicklungsprocess eines Thieres folgen sich zahlreiche Gestaltungen auf einander, die sich eine in die andere gesetzmäßig umwandeln. Folglich müssen wir wenn wir die Besonderheit einer Gestalt als das Ergebnis einer gestaltenden Kraft bezeichnen, konsequenter Weise auch so viele verschiedene gestaltende Kräfte, als es Formstufen in der Entwicklung giebt und eine Umwandlung derselben in einander annehmen; wir müssen zum Exempel der Froschblastula eine Froschgastrula bildende Kraft und dieser wieder eine Neurula bildende Kraft zuschreiben und so weiter jedem Entwicklungsstadium

eine Kraft, welche sich in dem Nachfolgenden verwirklicht. Es wird Jeder einsehen, dass wir auf diesem Wege mit dem Kraftbegriff ins Gedränge gerathen und dass hier für unsere Erkenntnis nichts gewonnen wird, wenn wir ‚die Welt der Erscheinungen in die Welt der Kräfte‘ übersetzen.«

»Doch vielleicht hilft uns ein anderer Weg. Vielleicht haben wir mehr Glück, wenn wir, wie Roux auch¹⁾ vorschlägt, die Kraft, welche eine zusammengesetzte Gestalt erzeugt, in einzelne Komponenten, in Kombinationen von Energien (?) zerlegen. Roux gebraucht dafür auch die Ausdrücke ‚gestaltliche Mannigfaltigkeit producirende Komponenten‘ oder ‚komplexe Komponenten von vorläufig unübersehbarer Komplirtheit‘ oder besondere ‚gestaltend wirkende Kombinationen von Ursachen‘. ‚Da die organische Entwicklung in der Produktion wahrnehmbarer, typisch gestalteter Mannigfaltigkeit bestehe‘, heißt es, ‚so seien zur Entstehung typischer Mannigfaltigkeit selbstverständlich auch besondere typische Kombinationen von Ursachen (s. Energien) nöthig.‘ ‚Vermöge der Komplirtheit ihrer Zusammensetzung müsse man diesen Komponenten Eigenschaften zuertheilen, welche von denen der anorganischen Wirkungsweisen oft so erheblich verschieden seien, dass sie den Leistungen dieser nicht nur sehr unähnlich seien, sondern ihnen zum Theil geradezu zu widersprechen scheinen.‘ Hierzu fügt Roux noch hinzu, dass es allerdings seiner unmittelbaren Auffassung entspreche, dass auch diese Komponenten in letzter Instanz auf anorganischen Wirkungsweisen beruhen.«

HERTWIG fährt fort (pag. 58):

»Eine Zerlegung des Begriffes ‚gestaltende Kraft‘ in Komponenten lässt sich wohl am bequemsten in der Weise erreichen, dass man die organische Gestalt in ihre verschiedenen Theile zerlegt und für diese die gestaltenden Kräfte setzt. Man erhält dann anstatt der allgemeinen Gestaltungskraft eine Schar besonderer gestaltender Kräfte, wie muskelbildende, nervenbildende, leber-, knochenbildende Kraft etc. Auf dem betretenen Wege noch weiter schreitend kann man alle Elementartheile, welche man durch anatomische Analyse und Methode dargestellt hat, als Träger gestaltender Kräfte bezeichnen und dadurch noch eine weitere Zerlegung in besondere gestaltende Kräfte

¹⁾ Dieses »auch« ist nicht zutreffend; denn ich habe die vorher erwähnte Auffassung nicht vertreten. Diese bleibt unbestrittenes Eigenthum HERTWIG's.

herbeiführen. In dieser Weise könnte man von einer gestaltenden Kraft der Zelle, des Kerns und der wieder im Protoplasma unterscheidbaren Elementarkörnchen sprechen (ROUX's Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplassonten).«

Also nach HERTWIG lässt sich eine Zerlegung des Begriffes ‚gestaltende Kraft‘ in Komponenten wohl ‚am bequemsten‘ in der Weise erreichen, dass man die organische ‚Gestalt‘ in ihre verschiedenen Theile zerlegt und für diese die gestaltenden Kräfte setzt«.

Auf die Bequemlichkeit kommt es uns bei der Forschung weniger an als auf die Richtigkeit, auf die Wahrheit.

Wir erfahren aus dieser Ausführung HERTWIG's, wie er sich eine wissenschaftliche ›Analyse‹ vorstellt. Nach dieser Probe sind unsere Auffassungen darüber so verschieden, dass wir uns kaum in dieser Hinsicht verständigen werden. Er sieht aber selber ein, dass bei dieser (seiner) Art der Analyse der gestaltenden Kräfte nichts Brauchbares herauskommt, denn er fährt fort:

›Wird auf diesem Wege etwas gewonnen? Liegt nicht klar auf der Hand, dass der causale Forscher hier nichts Anderes thut, als nur die Ergebnisse des deskriptiven Forschers in eine andere Sprache zu übersetzen und seinen durch Analyse gewonnenen Erscheinungen das Wörtchen ‚Kraft‘ unterzuschieben?«

Dem stimmen wir vollkommen zu; auf diese von HERTWIG angegebene Weise wird allerdings nichts gewonnen.

›Roux selbst hat eine Zerlegung der gestaltenden Kraft in Komponenten in der konsequenten Weise, wie wir es hier gethan haben, um den Gedanken durchzudenken, nicht ausgeführt. Dagegen spricht er, abgesehen von den schon oben angeführten, allgemeinen Redewendungen, von Energien der Entwicklung, der Erhaltung, der Rückbildung der Zellen und ihrer Elementartheile. Als komplexe Komponenten führt er auf die elementaren Zellfunktionen: die Assimilation, die Dissimilation, die Selbstbewegung, Selbsttheilung, die Selbstdifferenzirung der Zelle etc., lauter Dinge, welche der deskriptive Anatom auf Grund seiner Beobachtungen den Zellen als Eigenschaften beigelegt hat. Erfahren wir etwa hieraus, was für eine Naturkraft denn nun eigentlich die ‚gestaltende Kraft‘ ist, was eine Kombination von Energien, was eine komplexe und was eine einfache Komponente von ihr ist? Namen, leere Namen und nichts weiter! Auf festen Boden gelangen wir nur da, wo Roux sich der Ergebnisse und

Ausdrucksweisen der von ihm so gering geschätzten (? Ref.) 'deskriptiven Biologie' bedient.

Die von HERTWIG hier allein citirten komplexen Komponenten des organischen gestaltenden Geschehens sind, wie ich gesagt habe, noch erste Nothbehelfe; immerhin bezeichnen sie doch beständige Wirkungsweisen von gestaltender Bedeutung. Doch habe ich außer diesen bereits von der deskriptiven Forschung erkannten komplexen Komponenten auch schon andere von mir erkannte aufgeführt, die HERTWIG allerdings auslässt, da sonst sein Schlusssatz nicht anwendbar gewesen wäre, dass nur, so weit wir bei der deskriptiven Forschung Anleihen gemacht haben, etwas Branchbares herausgekommen sei.

Es sei daher an die trophische Wirkung, das heißt Knochen-, Knorpel-, Binde-, Muskelgewebebildung auslösende Wirkung der bezüglichen funktionellen Reize erinnert, eine komplexe Komponente, auf welche sich meine Millionen specieller Gestaltungen erklärende Theorie der funktionellen Anpassung stützt; ferner an die direkte Näherungswirkung, welche Furchungszellen auf einander ausüben können (Cytotropismus), an andere Arten von Cytotaxis, ferner an den (trotz HERTWIG) zuerst von mir erbrachten Nachweis, dass die »Gestalt« der Furchungszelle die Theilungsrichtung derselben bestimmt und besonders an die durch eine Reihe ausgezeichnete Untersuchungen von Mitarbeitern des Archiv für Entwicklungsmechanik, wie DRIESCH, MORGAN, O. SCHULTZE, ZOJA ermittelte Wirkung der Gestalt der ersten Furchungszellen dahingehend, dass sie bestimmt, ob ein halber oder ein ganzer Embryo aus ihr hervorgeht, eine Thatsache, welche nie durch Beschreibung des normalen Geschehens hätte ermittelt werden können. Das sind einige Beispiele von komplexen Wirkungsweisen, resp. von ihnen zu supponirenden, unübersehbar complicirten Kombinationen von Kräften.

Der Leser wird ferner bemerkt haben, dass HERTWIG statt des von mir verwendeten Plurals »gestaltende Kräfte« und statt der gestaltend wirkenden Kombinationen von Kräften es vorzieht, in seinen Ausführungen unrichtiger Weise immer im Singular von »der« gestaltenden Kraft zu sprechen; so fragt er auch: »Erfahren wir, was für »eine« Naturkraft denn nun eigentlich »die« gestaltende Kraft ist?« und fügt hinzu: »Namen, leere Namen und nichts weiter!«. Diese letztere Charakterisirung wendet er auch, wie wir sahen, auf Kombinationen von Kräften, sowie auf komplexe und einfache Komponenten an.

Nun ich hoffe, dass diejenigen freundlichen Leser, welche meine Eingangs reproducirten früheren Äußerungen darüber mit einigem Nachdenken gelesen haben, und noch mehr solche, welche auch Kenntniss von meinen Specialarbeiten besitzen, anders darüber denken werden als HERTWIG. Wir wussten schon seit Langem, dass unsere Erörterungen für ihn bloß »Worte, leere Worte« sind, dass er ihren Inhalt nicht zu appercipiren vermag.

Man würde nach den vorstehenden Ausführungen noch glauben können, dass HERTWIG bloß gegen meine »Bezeichnung« »gestaltende Kräfte« opponire, weil er sich, wie wir gesehen haben, irrthümlicher Weise darunter immer eine für jede specielle Gestalt besondere Kraft, eine Kraft von besonderer, bleibender Qualität denkt; und dass daher unsere Differenz der Meinungen mit der Aufklärung verschwände, dass es sich bei mir bloß um die bereits als bekannt angenommenen physikalisch-chemischen Kräfte und zwar meist um besondere Combinationen dieser Kräfte handelt, denen dann auch besondere gestaltende Wirkungen zukommen, dass wir darunter keine besonderen Kräfte, sondern, entsprechend den zahlreich gegebenen Beispielen, nur die gewöhnlichen physikalisch-chemischen Kräfte uns denken, die aber in zur Produktion der organischen Gestaltungen geeigneten Combinationen thätig sind.

Doch auch diese Aufklärung unserer Differenz ist unmöglich. HERTWIG eliminirt diese Möglichkeit und bleibt dabei, dass es auch keine gestaltenden Combinationen von Kräften geben könne, indem er fortfährt (pag. 59):

»Noch ein dritter Weg bleibt zu versuchen, die gestaltende Kraft direkt in die Grundkräfte der Physik zu zerlegen und die organischen Gestalten direkt aus komplexen Komponenten von Schwerkraft, Kohäsionskraft, chemischen, elektrischen, magnetischen Kräften zu erklären.

»Dass dieser Weg ebenfalls nicht der rechte ist, braucht kaum einer näheren Darlegung. Zwar sind die Grundkräfte der Natur wie in den unorganischen Körpern auch in den Organismen wirksam und können, wo sie sich in Erscheinung zeigen, untersucht werden, aber wir können keine »gestaltende Kraft« durch Kombination von Schwerkraft, Kohäsionskraft, chemischer, elektrischer Kraft konstruiren oder durch Vereinigung von ein bischen Schwerkraft, chemischer Kraft, Kohäsionskraft zur Symbiose à la DREYER organische Gestalt produciren.«

HERTWIG hätte hinzufügen können, dass dieser von ihm gleich-

falls als unmöglich bezeichnete Weg derjenige ist, den ich für den richtigen halte, den auch schon BAER und KASPAR FRIEDRICH WOLFF bezeichnet haben, und den ich in verschiedenen Specialarbeiten, wie ich hoffe, nicht ganz erfolglos betreten habe.

Ich erlaube mir als Beispiel nochmals an meine Ableitung der trajektoriellen neuen Knochenstruktur nach Heilung von Knochenbrüchen und bei Ankylosen zu erinnern; es gelang mir, diese wunderbar zweckmäßigen gestaltlichen Anpassungen an ganz neue Verhältnisse von einer einfachen und einer komplexen Komponente abzuleiten: nämlich von der Fortpflanzung des Druckes und Zuges in der Knochensubstanz und von der trophischen, d. h. Knochenbildung ausregenden Wirkung der bei der Einwirkung des Druckes und Zuges stattfindenden Erschütterung resp. Spannung auf die Osteoblasten.

Also »wir können keine ‚gestaltende Kraft‘ durch Kombination von Schwerkraft, Kohäsionskraft, chemischer, elektrischer Kraft konstruieren!«. Das müssen wir uns wohl zur Nachachtung unverlierbar einprägen und bei unseren Forschungen stets gegenwärtig halten?

Da müssen wir doch die Frage aufwerfen: wodurch sind denn nach HERTWIG die Gestaltungen der anorganischen und organischen Natur entstanden, wenn es keine einfachen »gestaltenden Kräfte«, also keine Wirkungsweisen, denen wir solche Kräfte supponieren können, giebt, und wenn auch keine Kombinationen von Kräften besondere Gestaltungen hervorzubringen vermögen? Dann bleibt kein anderer Schluss übrig als: es giebt auch keine Gestaltungen; also Berge, Thäler, Felsen, Krystalle, Organismen existiren nicht, da sie (nach HERTWIG's Voraussetzungen) nicht entstehen konnten.

Nunmehr haben wir keine Veranlassung mehr, uns zu wundern, dass für HERTWIG auch meine Halbembryonen, die ich bereits auf drei Versammlungen von Naturforschern und in einigen naturwissenschaftlichen Gesellschaften demonstriert habe, nicht existiren, noch weniger darüber, dass für ihn auch der von mir entdeckte, subtilerer Beobachtung bedürftige Cytotropismus nicht existirt.

Es ist HERTWIG nicht bekannt, dass jede einzelne dieser von ihm genannten Kräfte schon für sich »gestaltend« wirkt, sofern diese ihre Wirkung nicht durch andere Kräfte aufgehoben wird. Wenn z. B. die Schwerkraft oder die magnetische oder elektrische Kraft zwei Theile einander nähert, so ist das schon die Produktion neuer Gestaltung, wenn auch nur sehr einfacher Gestaltung.

Verschieden starke Wirkungen einer und derselben Kraft (oder wieder, wie wir vorziehen zu sagen: einer und derselben Wirkungsweise) können schon überaus mannigfaltige Gestaltungen hervorbringen. Allenthalben gleich starke Kohäsion in der Oberflächenschicht eines Tropfens macht ihn kugelförmig. Sofern aber durch äußere oder innere Einwirkungen die Kohäsion an verschiedenen Stellen verschieden stark wird, so entstehen Fortsätze von verschiedener Gestalt, die in großer Zahl und Mannigfaltigkeit auftreten können. Sind das keine Gestaltungen? Ist die Kohäsionskraft also keine gestaltende Kraft? Haben nicht von solchen Wirkungen BERTHOLD, QUINCKE u. A. viele den Zellgestalten entsprechende Gestaltungen abgeleitet?

Kann nicht, um HERTWIG's Ausdruck zu gebrauchen, »das Allgemeine«, wenn es in quantitativen Verschiedenheiten vorkommt, dann entsprechend Verschiedenes, also Besonderes hervorbringen?

Noch mannigfaltiger in der Art der Wirkungen sind nun Kombinationen verschiedener Kräfte resp. ihrer Wirkungsweisen.

Wir lassen der Vollständigkeit halber noch HERTWIG's Schlussurtheil hier folgen (pag. 60):

»Somit fassen wir denn diese ganze Erörterung dahin zusammen, dass es sich mit dem Begriff der »gestaltenden Kraft« oder »Energie« in einer Beziehung genau so verhält, wie mit dem älteren Begriff der Lebenskraft; so wenig wie diese ist sie eine allgemeine Naturkraft, da es keine allgemeine Gestalt, sondern nur besondere Gestalten giebt. Weder die eine noch die andere lässt sich mit den Kräften der Physik vergleichen. Letztere sind wissenschaftlich brauchbare Begriffe, sie lassen sich in ihrer Bedeutung genauer definiren; mit dem Begriff »gestaltende Kraft« lässt sich in der Naturwissenschaft ebenso wenig anfangen, als mit den unzähligen besonderen Kräften, die man im gewöhnlichen Leben jedem Dinge beilegen kann, wenn man von einem aktiven Zustand desselben reden will (Verdauungskraft des Magens und Darmes, Nerven- und Muskelkraft, Kaufkraft des Geldes, Widerstandskraft eines Heeres etc.). Daher ist es naturwissenschaftlich richtiger, von den Erscheinungen, die sich, so weit die Beobachtung reicht, genau definiren lassen, als von gestaltenden Kräften zu sprechen, die doch immer nur für jeden einzelnen Fall besondere sind, da die Gestalt oder Form stets etwas Konkretes ist, durch welches sich ein Ding von anderen unterscheidet.

»Wenn irgendwo, so trifft für die Verwerthung des Begriffes Kraft in der causalen Morphologie von ROUX, der schon früher citirte Ausspruch von KUNO FISCHER zu: »In der That findet sich im Gebrauch des Begriffes Kraft eine Täuschung, die wir einleuchtend machen und zerstören müssen. Man übersetzt die Erscheinung in die Kraft, die ihr gleichkommt, dann übersetzt man diese Kraft zurück in die Erscheinung und meint jetzt, die letztere erklärt zu haben.«

»Darum müssen wir das von ROUX aufgestellte Ziel der Entwicklungsmechanik — die Erforschung der gestaltenden Kräfte oder Energien der Organismen — als ein unklares und wissenschaftlich nicht genauer definirbares bezeichnen, als ein Ziel, bei dessen Bestimmung namentlich gegen den Gebrauch des Begriffes Kraft sich schwerwiegende Bedenken erheben.«

Wir sehen also: Nicht bloß die meinen, sondern auch vieler anderer Forscher Arbeiten sind von vorn herein verfehlt, weil die Philosophie HERTWIG gelehrt hat, dass »der Begriff der Kraft auf das Allgemeine der Erscheinungen zielt«, »Gestalt aber etwas Besonderes, etwas Konkretes ist, wodurch ein Ding sich von einem anderen unterscheidet«. Desshalb kann es keine gestaltenden Kräfte und keine gestaltenden Wirkungen geben.

Ja, die Philosophie!

Nachdem wir die Äußerungen unseres Autors vollkommen reproductirt und dazu genügend Stellung genommen haben, wollen wir die Frage nach den gestaltenden Kräften der Organismen noch ein wenig weiter behandeln.

Wo kommen nun die von uns angenommenen typisch gestaltenden physikalisch-chemischen Kräfte, resp. die typischen Kombinationen von Kräften her?

Die jetzigen Kombinationen stammen immer von früheren typischen Kombinationen her, und so zurück bis zu einer anfänglichen typischen Kombination. Die erste anfängliche typische Kombination denken wir uns aber entsprechend der Descendenztheorie viel einfacher als die Mehrzahl der jetzigen; wir nehmen also an, dass später successive neue gestaltend wirkende Kräftekombinationen dazu erworben worden sind, und zwar in einer übertragbaren, also selbsterhaltungsfähigen und selbstwiedererzeugungsfähigen Art (Vererbung).

Die erste organische typische Gestaltung ist nach meiner

Hypothese, welche die erste Entstehung des Lebens durch »successive Züchtung der ‚Grundfunktionen‘ des Lebens aus zufälligen Variationen« des irdischen Geschehens erklärt, die zur Assimilation nöthige Struktur (s. 1, Bd. I. pag. 409—416, Bd. II. pag. 85). Diese Struktur konnte allmählich vervollkommenet werden bis zur Erlangung qualitativ vollkommener Assimilation, womit zugleich die erste und vielleicht die einzige thatsächlich existirende Vererbungsweise erworben war.

Dann oder damit gleichzeitig wurden wohl die gestaltenden Kräftekombinationen zur sogenannten Selbstbewegung, darauf die zur Selbsttheilung (einer festen Koordination von Selbstbewegungen) durch Anlese aus zufälligen Variationen erworben; zum Theil damit zugleich, meist erst danach die Fähigkeiten zu sehr vielen Specialgestaltungen von Charakteren, die vielleicht ähnlich waren denen der heutigen Protisten; dann oder zugleich wurden wohl die Eigenschaften zum Zusammenbleiben der durch Theilung einer Zelle entstandenen Zellen erlangt, wozu Kräftekombinationen zur Wiederproduktion der aus mehreren Zellen gebildeten Strukturen, also zur typischen Anordnung dieser Zellen während und nach ihrer Bildung nöthig waren. Und so weiter zu den immer complicirteren, typisch reproducirten Gestaltungen (1, Bd. II. pag. 306).

Wenn die angenommenen ersten Lebensgestaltungen niederster Art, also die zur Assimilation, dann die zur Selbstbewegung und Selbsttheilung nöthigen, sowie die allmählich neu hinzugekommenen specielleren übertragbaren (vererbaren) Gestaltungen nicht durch Zufall entstehen konnten, was wir aber vorläufig nicht wissen, so müssten sie also etwas von anderer Seite her Gegebenes darstellen. Das meint vielleicht DRIESCH (19), da er schon das allereinfachste anorganische Gestaltete als etwas Unverständliches, Gegebenes ansieht. Das ist eine Auffassung, die wir nicht theilen, da wir Gestaltungen in größter Mannigfaltigkeit sich fortwährend aus zufälligen Bedingungen erzeugen sehen, eben z. B. durch ungleiche Kohäsion der Oberfläche eines Tropfens, u. dgl. Beim Organischen aber liegt das Schwierige, das Neue in der Übertragung der spezifischen Gestaltung, in der Vererbung. Aber vor dieser Schwierigkeit dürfen wir nicht gleich zurückschrecken. Durch die Assimilationsfähigkeit dieser Übertragungssubstanz und durch die nie unterbrochene Kontinuität dieser Substanz (nach AUG. WEISMANN, J. VON SACHS u. A.) erscheint auch diese Leistung möglich. Immer aber ist und bleibt, wie ich früher (1, Bd. II. pag. 79 und 1021) schon

gesagt habe, die Assimilation spezifisch und hochgradig kompliziert strukturierter Gebilde nicht bloß die erste, sondern zugleich auch die höchste, das soll heißen, die am schwierigsten zu verstehende gestaltliche Leistung des Organischen; wesswegen ich auch für ihre Entstehung die größten Zeiträume in Anspruch nehme, eine Auffassung, die aber noch Niemand zu theilen scheint.

Diejenigen organischen gestaltenden Kräfte, welche uns gegenwärtig als nächste Objekte der kausalen Forschung interessiren, sind die den gestaltenden Zelleistungen zu supponirenden, also die Kräfte, welche das Wachsthum (Assimilation) sowohl an sich, wie seine Größe, eventuell auch seine Richtung bestimmen (wenn letztere nicht erst nachträglich, nach der Bildung der neuen Substanz bestimmt wird); ferner die Kräfte, welche die Zelltheilung an sich, wie deren Zeit, Ort und Richtung, ferner die aktive Zellgestaltung, sowie die Ortsveränderung der Zellen, die qualitative Veränderung der Zellen (gewebliche Differenzirung) bestimmen. Theilweise geschieht dies durch innere Kräfte der einzelnen Zellen, theilweise durch äußere Einwirkungen auf die Zellen, d. h. meist durch Einwirkung der Zellen auf einander.

Es braucht aber natürlich nicht, wie HERTWIG glaubt, für jede einzelne dieser besonderen Leistungen eine Kraft von besonderer Qualität angenommen zu werden, sondern bloß eine besondere Kombination von Kräften, sei es gleicher resp. verschiedener Art, wobei die meisten formalen Verschiedenheiten nur durch quantitative Verschiedenheiten der Kräfte einer und derselben Kombination hervorgebracht werden können, ähnlich wie durch Druck verschieden gerichteter, verschieden lokalisirter und verschieden starker Kräfte (z. B. mit demselben Hammer) Millionen verschiedener Formen (etwa aus Kupferblech) hervorgebracht werden können, oder wie lokale Änderungen der Kohäsionsgröße an der Oberfläche eines Tropfens Millionen verschiedener Formen desselben bewirken können.

Die Assimilation und mit ihr das Massenwachsthum der lebensthätigen Substanz (da Wachsthum der lebensthätigen Substanz nur einen Überschuss der Assimilation über die Dissimilation darstellt, s. 1, Bd. II. pag. 81) werden vielleicht am längsten eine für uns nicht zerlegbare Komponente des organischen Gestaltens darstellen, da diese Leistung einen so überaus komplizierten und in sich fest geschlossenen Komplex von Wirkungen darstellt, nach dessen geringster Zerlegung, z. B. Änderung bloß einer Komponente desselben, vielleicht schon die ganze Thätigkeit des Komplexes aufhört.

So weit diese überaus complicirte erste Grundfunktion des Organischen auch zugleich an der typischen gestaltlichen Verwendung der von ihr producirtten Masse theilhaftig ist, kann ich daher den jetzt wieder so beliebten Vergleich des organischen Gestaltens mit der Krystallisation, also mit der einfachen geordneten Aneinanderlagerung einander gleicher Theile, nicht für passend erachten. Vielleicht aber kommen auch im Organischen den Vorgängen bei der Krystallisation ähnliche bloße Zusammenlagerungen der Theile durch in ihnen selber liegende Kräfte vor; vielleicht ist ihnen sogar die Cytotaxis zuzurechnen? Nach alledem muss aber erst geforscht werden; wir können es nicht von vorn herein annehmen.

Wenn wir auch die Assimilation (incl. Wachsthum) als komplexe Komponente behalten werden, so können wir doch vielleicht äußere z. B. von Nachbarzellen ausgehende Ursachen ermitteln, welche ihre Thätigkeit auslösen und ihre Größe sowie die Anlagerungsrichtung der neugebildeten lebensthätigen Substanz bestimmen.

Außerdem wird dadurch, dass wir die Assimilation nicht zerlegen können, uns noch nicht das übrige Feld der Erforschung des organischen gestaltenden Geschehens verschlossen.

Dem Verständnis der sogenannten Selbstbewegung sind wir auf der Spur; einer ersten Einsicht in die Vorgänge der Selbsttheilung nähern wir uns schon jetzt immer mehr. Das sind die drei primären, elementarsten Funktionen, die bekannten Minimalfunktionen eines Lebewesens (abgesehen von der regressiven Funktion der Dissimilation), zu welchen nach meiner Auffassung noch die Selbstregulation in der Vollziehung dieser Funktionen als neuer wesentlicher Erwerb hinzugekommen ist. Alles Weitere: die typische complicirte Gestaltung der ein- und mehrzelligen Wesen kann den niedersten aber selbständigen Organismen fehlen; sie ist also erst ein zu dem aus diesen drei Funktionen gebildeten organischen Grundstock Hinzugekommenes und ist daher auch wohl für sich erforschbar, ist analysirbar, selbst wenn diese drei Grundfunktionen jede noch nicht analysirt sind. Wenigstens kann die Analyse so weit gehen, als sie sich auf intercellulare Wirkungen und auch von intracellularen Wirkungen auf Wirkungen der sichtbaren konstanten Zelltheile: Zelleib, Zellkern, Centrosoma bezieht.

Können wir uns nun wenigstens im Allgemeinsten dieses organische gestaltende Geschehen bereits als durch die uns bekannten Wirkungsweisen des anorganischen Geschehens resp. durch die ihnen supponirten Kräfte bewirkt vorstellen? Oder um bescheidener zu fragen:

Welches kann zunächst der allgemeine Antheil der bekannten anorganischen Wirkungsweisen an diesen Gestaltungen sein?

Ein Vergleich der Wirkungsweisen und gestaltlichen Leistungen der zur Zeit bekannten Kräfte und Energien mit den gestaltlichen Leistungen der Organismen giebt auf den ersten Blick vielleicht kein sehr ermuthigendes Resultat.

Als Wirkungen der der Materie zugeschriebenen, ihr unveränderlich immanenten Kräfte haben wir: chemische Wirkungen (der supponirten chemischen Atomkräfte), Kohäsionswirkungen incl. Krystallisationswirkungen (der Kohäsionskräfte) der Molekel (für die Krystallisation treten diese in Kombination mit der Gestalt der Molekel), elastische Wirkungen (der supponirten elastischen Kräfte der Molekel) und die Anziehungswirkungen der Schwerkraft, von denen allen wir bloß die gestaltenden Wirkungen der letzteren im Organismus bei Pflanzen und Thieren ein wenig kennen.

Der größte Antheil kommt wohl Kombinationen von Kohäsionswirkungen und chemischen Wirkungen zu; solche Wirkungen müssen die primären Wirkungen der die Vererbungsstruktur des Keimplasma bildenden Theile sein, wenn wir auch vom Speciellen ihrer Wirkungsweisen noch keine Ahnung haben. Im anorganischen Geschehen sind ihre gestaltenden Wirkungen als typischer Bau der Atome, als typische Gestalt und Ordnung der Molekel (Krystalle), als die mannigfachen gestaltenden Wirkungen der Kohäsion in flüssigen Oberflächen, sowie als Wirkungen der Diösmose bekannt.

Von den Energien, zu denen wir nun übergehen, kann der Elektrizität, besonders wohl der statischen, im kleinen und kleinsten Geschehen vielleicht ein bedeutender gestaltender Einfluss zukommen; für das größere: intercelluläre Geschehen habe ich in dem ersten Beitrag (s. Bd. II. pag. 149) gezeigt, dass auf einen Antheil freier Elektrizität an der Gestaltung nicht zu rechnen ist; im Beitrag (s. 1, Bd. II. pag. 320, 545 Anm. 3, 556, 571, 583) wurde dasselbe für das Größere des intracellulären Geschehens wenigstens in Bezug auf die Theilungsrichtung des Kernes und Zelleibes nachgewiesen.

Die Wärme kann ihrer Natur nach bloß vorhandene Gestaltung alterirend und gestaltende Mechanismen in Thätigkeit setzend wirken. Dasselbe gilt wohl vom Licht, besonders für die Pflanzen. Die Energie der chemischen Trennung hat für die Bestimmung der groben Gestaltung der thierischen Organismen wohl wenig Bedeutung, denn wie ich in einem Versuche des dritten Beitrages (s. 1,

Bd. II. pag. 322) an in Glasröhren eingeschlossenen Eiern beobachtet habe, ist die Lagerung der Organe ganz unabhängig von der Zutrittsstelle des Sauerstoffs; es werden nicht bestimmte Organe an dieser Zutrittsstelle angelegt. Etwas größer ist die Abhängigkeit der frühen embryonalen Gestaltung von einer fest gegebenen Zufuhrstelle der festen und flüssigen Nahrung: von der Lagerung des Nahrungsdotters, da der Entoblast immer dem Nahrungsdotter anliegt. Bezüglich der feineren Gestaltungen wurde die Energie der chemischen und molekularen Trennung bereits gelegentlich der Besprechung der dabei wirksamen Atom- und Molekularkräfte verwendet.

Dagegen ist von sehr großer gestaltender Bedeutung die Energie bewegter Massen, deren gestaltende Wirkungen ich als Massenkorrelationen der Theile des Organismus bezeichnet habe (s. 1, Bd. II. pag. 240). Sie wirkt durch gegenseitigen Druck unter stellerweiser Umsetzung in Zug allenthalben modellirend auf die Gestalt der Zellen, der Muskeln (s. 1, Bd. II. pag. 270), Sehnen, Bänder, Knochen (s. 1, Bd. II. pag. 701), der Eingeweide (s. 1, Bd. II. pag. 268). Dies geschieht im Embryo in Folge der Raumerfüllung, also des Raum Mangels schon dann, wenn die Bewegungen nur in Wachstumsbewegungen oder Zellwanderungen und Zelldifferenzirungen bestehen. Dazu kommt dann zunächst die Herzbewegung; von ihr stammt her die gestaltende Energie des bewegten Blutes, die die hämodynamische Gestalt der Blutgefäße im Verlauf und an den Verästelungsstellen derselben, sowie die Dicke der Gefäßwandung bestimmt (s. 1, Bd. I. pag. 75, 97). Bald danach tritt hinzu die Energie der Bewegung seitens der übrigen Muskeln. Doch sind die Hauptmomente der Gestaltung meist schon vorher in der relativen Lagerung der Theile gegeben; und diese Lagerung bestimmt dann die gestaltende Wirkung der Massenkorrelation. Die Muskeln freilich ordnen sich durch die Massenkorrelation so, dass sie einander möglichst wenig drücken, wodurch dann auch der Ort und die feinere Lagerung der Sehnen bestimmt wird (s. 1, Bd. I. pag. 270, 621).

Gewiss kommt diesen Wirkungsweisen der Massenkorrelation auch innerhalb der Zelle schon ein großer gestaltender Antheil zu.

Die typische Gestaltung wird aber zunächst durch die Atom- und Molekularkräfte der die typische Struktur, die Vererbungsstruktur des Keimplasmas bildenden Materie bewirkt, sobald diese Gestaltungsmaschine aktivirt ist.

Die Energie zur Gestaltungsarbeit wird geliefert außer durch

Wärmezufuhr und eventuell durch Lichtzufuhr von der aufgespeicherten Nahrung (Nahrungsdotter) oder durch von außen aufgenommene festweiche, flüssige und gasförmige Nahrung; ein sehr erheblicher Theil dieses Materials wird zugleich als Baumaterial zur Bildung von Maschinentheilen verwendet, natürlich unter Mitwirkung der eigenen Energie der Lage der Massentheile bei der Strukturbildung.

Wir brauchen nicht zu denken, dass die bekannten physikalisch-chemischen Kräfte, wenn wir auch vom Speciellen ihrer Wirkung in den Organismen noch sehr wenig wissen, schon im Allgemeinen viel zu armselig, zu einfach seien, um all die mannigfaltige organische Struktur hervorbringen zu können. Diese wenigen Wirkungsweisen können durch quantitative Abstufungen und mannigfache Combinationen unendliche Mannigfaltigkeit bewirken.

Welche unendliche Mannigfaltigkeit wird allein mit der Energie bewegter Massen durch ihre Umsetzung in Druckkräfte (z. B. Arbeit mittels des Hammers, der Presse etc.), in Zugkräfte (Arbeit mittels Winde und Zange etc.), scherende Kräfte (durch Feile) in allen Zweigen der Technik hervorgebracht? Alle Maschinen entstehen so zugleich unter Benutzung der Wärme, sei es zum Schmelzen der Metalle (für den Guss) oder zum Betrieb der Werkzeug- und anderen Arbeitsmaschinen.

Wer hier einwendet, dass die Mannigfaltigkeit in diesen Beispielen nur durch Hilfe des Geistes entsteht, dessen Blick lenken wir nochmals auf die Mannigfaltigkeit der anorganischen Natur in den Gebirgen, Thälern, Flüssen, Wolken, in der Struktur der Gesteine, Krystalle etc. zurück.

Diese anorganische gestaltliche Mannigfaltigkeit ist zwar (von den Krystallen abgesehen) atypisch (das heißt sie wiederholt nicht eine vorher gegebene Form); aber wenn vollkommen typische Ausgangswirkungen gegeben sind und nichts Atypisches zugeführt wird, dann müssen auch typische Produkte die Folge sein. Und dies ist eben in den Organismen durch die typische Struktur des Keimplasma, durch die Selbstdifferenzirung desselben und durch die Selbstregulationen, unter deren Hilfe die Entwicklung stattfindet und alterirende äußere Einwirkungen meist kompensirt werden, der Fall.

Den Inhalt der vorstehenden Ausführungen zusammenfassend, haben wir erkannt: einmal, dass alle der Materie zur Zeit zugeschriebenen Kräfte entweder Gestalt erhaltend oder neue Gestaltung producirend wirken, also gestaltende sind. Dies ist ja selbstverständlich, da alle diese Kräfte Bewegung produciren, dabei also die

Anordnung, somit die innere oder äußere Gestalt eines Systems ändern, also neue Gestalt produciren, so lange sie an der bewegendenden Wirkung nicht durch Gegenkräfte gehindert sind. Werden sie dagegen gehindert, so erhalten sie eine Gestaltung, die anderen Falles sonst geändert würde (wie die Gestalt eines gespannten Bogens nach Durchschneidung seiner Sehne sich ändert).

Die typische Vererbungsstruktur des Keimplasma stellt die typisch gestaltete und nach ihrer Aktivirung gestaltend wirkende, neue Formen producirende Ausgangsmaschine des Individuums dar. Die organischen Gestaltungen sind in erster Linie als die Produkte der in der typischen Vererbungsstruktur des Keimplasmas gegebenen typischen Kombinationen der Molekular- und Atomkräfte desselben aufzufassen; sie bestimmen das Typische des Geschehens, die Selbstdifferenzirung des Eies und Embryos.

Zusammenfassend können wir sagen: die von außen zugeführte oder vorher aufgespeicherte festweiche, flüssige, resp. gasförmige Nahrung dient theils direkt als Baumaterial, indem sie von den typisch gestalteten Theilen aus verwendet wird (primäre Gestaltung); theils dient sie zur Produktion von Energien der Bewegung. Die daher stammenden oder die direkt von außen zugeführten Energien der Bewegung (Wärme, Licht, Elektrizität, Massenbewegung) können in zweierlei Weise gestaltend wirken: einmal direkt (aber nur sekundär) gestaltend, indem sie die genannten primären Gestaltungen ändern, und indirekt, indem sie die gestaltende Maschine in Betrieb setzen und erhalten.

Übrigens ist bei allen gestaltlichen Ableitungen daran zu denken, dass nicht alles typische große Geschehen aus vollkommen typischem kleinsten Geschehen integrirt zu werden braucht; sondern dass das typische Großgeschehen als Resultat des mehr variablen und zwar nach verschiedenen, sich zum Theil aufhebenden Richtungen variablen kleinsten Geschehens möglich ist und dass es daher konstanter als letzteres sein kann und auch häufig ist. Es wird vielfach das kleine Geschehen rückwärts vom größeren regulirt werden (s. 1, Bd. I. pag. 220).

Id. Zusammenfassung des ersten Abschnittes.

Blicken wir auf das Ergebnis des ganzen Abschnittes zurück, so sehen wir, dass HERTWIG sich bezüglich der Causalität mit der allgemeinsten Causalität begnügt, mit der Ermittlung, dass die späteren Stadien der Ontogenese mit den früheren in einem

ursächlichen Zusammenhang stehen und dass Specialformen durch Biegung, Faltung, Abschnürungen und sichtbare Zellwanderungen aus den einfacheren Formen des Keimblattes hervorgehen.

Die sichere Ermittlung, welche einzelnen der vielen gleichzeitigen Änderungen eines früheren Stadiums mit den einzelnen Änderungen des späteren Stadiums in Causalzusammenhang stehen, fällt schon nicht mehr in den engen Rahmen der Aufgaben, die für ihn allein existiren; noch weniger strebt er danach, die Wirkungsweisen oder die ihnen zu supponirenden physikalisch-chemischen Kräfte zu ermitteln, welche diese gestaltlichen Änderungen hervorbringen. Er begnügt sich also mit der Erkenntnis einer sehr allgemeinen, aber im Einzelnen unbekannten Causalität, während wir nach Erkenntnis einer specialisirten, das einzelne Geschehen betreffenden Causalität streben. Er hält die Aufgabe der Morphologie mit der vollkommenen Beschreibung des Sichtbaren, des direkt wahrnehmbaren, formalen Geschehens und mit den aus ihm ableitbaren unbestimmten Folgerungen für beendet; und andererseits hält er die Erforschung des an sich Unsichtbaren wie auch des nur durch besondere Umstände für uns Unsichtbaren überhaupt nicht für möglich. Für uns dagegen ist dasjenige, was auf erstere »deskriptive« Weise ermittelt worden ist, das Fundament, auf welches wir den Hebel zu weiterem Eindringen in die Erkenntnis des Geschehens stützen wollen.

Gestaltende Kräfte giebt es für HERTWIG überhaupt nicht. Nach ihm vermögen weder einzelne physikalische Kräfte noch Kombinationen solcher gestaltend zu wirken.

Manche Biologen übertragen jetzt philosophische Sätze ohne Prüfung ihrer Anwendbarkeit auf die biologische Forschung. Das geschieht seitens HERTWIG's mit dem Satz, dass wir das eigentliche Wirken überhaupt nicht zu erkennen vermögen. Diese Auffassung bezieht sich aber auf das letzte, elementarste Wirken.

Der Satz wird von ihm in dem Sinne auf das biologische Geschehen angewandt, dass wir außer dem sichtbaren Geschehen überhaupt nichts zu erforschen vermöchten. Da wir als Biologen uns aber als Höchstes nur die Aufgabe gestellt haben, das biologische Geschehen womöglich ganz auf die im Bereiche des Anorganischen vorkommenden, bereits erkannten Wirkungsweisen zurückzuführen, so ist diese Übertragung des philosophischen Satzes durchaus unangebracht. Sofern es uns nicht gelingt, diese Aufgabe vollkommen zu lösen, so hat dies keine erkenntnis-theoretischen,

sondern rein praktische Gründe, die auf der Kleinheit und Komplikation des Geschehens sowie auf rein optischen Verhältnissen beruhen. Ein Anderes ist es, ob diese Formulirung unserer Aufgabe überhaupt das Organische ganz erschöpft.

Der specifische Theil unseres Programms beginnt daher gerade da, wo HERTWIG und seine Gesinnungsgenossen zufrieden aufhören, und wo HERTWIG Weiteres theils für nicht existirend, theils für principiell unerforschbar hält. Das ist der Grund, warum wir nach seiner Meinung kein besonderes Programm haben. Da er von dem besonderen Inhalt unseres Programms trotz der mehrfachen detaillirten Darstellung desselben nichts apperceipirt hat, so meint er, wir erstrebten auch nichts Besonderes. Da schon lange nach der allgemeinen Causalität geforscht worden ist, wir aber nach einer speciellen, exakteren Causalität streben, welche für ihn nicht existirt, so meint er, wir erstreben nichts Neues. Die Entwicklungsmechaniker können dazu mit GOETHE sagen:

Schon gut, wir wollen es ergründen:

In Deinem Nichts hoff' ich das All zu finden.

HERTWIG genügt es ferner schon, dass LOTZE und viele andere Philosophen, sowie viele Naturforscher die Überzeugung ausgesprochen haben, dass alles organische Geschehen schließlich und allein auf physikalisch-chemischem Geschehen beruhe. Diese Überzeugung oder richtiger diese Hoffnung wird auch von mir getheilt. Aber von dem Aussprechen einer solchen Vermuthung bis zu ihrem Nachweise ist noch ein sehr weiter Weg, der wohl noch sehr viel Arbeit kosten wird, der aber einmal wirklich zurückgelegt werden muss. Die Überzeugung einiger bedeutender Philosophen und einer ganzen Generation von Forschern kann den wirklichen Nachweis nicht ersetzen.

HERTWIG fragt (pag. 10): »Wo sind denn die Forscher, welche sich bisher mit Entwicklungslehre beschäftigt haben, welche nicht von dem Satze ausgingen, dass, wie alle Naturprocesse, so auch die thierische Entwicklung allein dem Gesetze der Causalität unterliege, und dass die Forschung nach den Ursachen der Formbildung eine ihrer Hauptaufgaben ist?«

Wir fragen dagegen: Wie heißen denn die Forscher, die vor dem unser Ziel: die Erforschung der ursächlichen Wirkungsweisen, deren Produkte die Formbildungen sind, verfolgt, also bewusster Weise ihm zugestrebte und eine Reihe von Untersuchungen mit geeigneter Methode zu diesem Zwecke angestellt haben; und wo

sind ihre Arbeiten und welches sind die Erkenntnisse, die sie uns dargebracht haben? WILHELM HIS hat wohl einen Theil unseres Programms bearbeitet, ja »verfolgt«; doch hat er sich allein der beschreibenden Forschung des normalen Geschehens bedient; darum zeigen seine *causalen* Ableitungen die oben dargelegte Unbestimmtheit.

Während des Suchens in dem letzten Decennium sind bereits in der Litteratur einige Arbeiten aufgefunden worden, welche *causale* Erkenntnis der von uns erstrebten Art gewähren; es sind aber nur *vereinzelt dastehende* Arbeiten, nicht bloß in der Litteratur, sondern auch in der Reihe der Arbeiten eines und desselben Autors¹⁾. Wahrscheinlich würde LUDWIG FICK, der Verfasser zweier schöner *experimenteller* Untersuchungen über die Ursachen der normalen Knochenformen unser Ziel »verfolgt« haben, wenn ihn der Tod nicht so früh dahingerafft hätte. In dem Abschnitt über die »besondere Methode der Entwicklungsmechanik« werden wir auf das hier bloß berührte Thema zurückkommen.

HERTWIG meint ferner, weil wir noch nicht wissen, was in Wirklichkeit unseren Vorstellungen von »Kräften« zu Grunde liegt, so sei unser auf die Ermittlung der die Entwicklung des Individuums vollziehenden Kräfte gerichtetes Ziel unklar und inhaltsleer.

Dieser Vorwurf kann wohl nur bedeuten, dass wir nach O. HERTWIG's Auffassung erst dann nach Erforschung irgend welcher Kräfte streben dürften, wenn wir das Wesen der vorläufig den Erscheinungen von uns untergelegten Kräfte selber schon vollkommen kennen. Woher aber sollen wir dies Wesen je kennen lernen, wenn wir es nicht zuvor zum Ziele unserer Forschung machen?

Trotzdem die Physiker heute noch nicht wissen, was Kraft »wirklich« ist, obgleich sie also seit Jahrhunderten »unklare Ziele« verfolgt haben, haben sie doch bei ihrem Bestreben, die Kräfte zu erforschen, bereits recht erfreuliche Resultate erreicht, und nicht wenig von den einzelnen Kraftformen und in letzter Zeit auch von dem ihnen Gemeinsamen erforscht.

¹⁾ Es wird mich freuen, wenn HERTWIG, durch diese Frage angeregt, alle jetzt versteckten und verlorenen *causalanalytischen morphologischen Experimente* aufsucht oder aufsuchen lässt und gesammelt uns vorlegt, denn ich bin leider sehr wenig historisch veranlagt. Herr B. SOLGER hatte bereits die Güte, zu ermitteln, wer im vorigen Jahrhundert einmal eine ähnliche Idee über die *Knochenspongiosa* im Unterschenkel des Pferdes ausgesprochen hat, wie ich in diesem Jahrhundert, wofür ich ihm sehr dankbar bin. Ich hoffe, dass er diese verdienstlichen litterarischen Forschungen fleißig fortsetzt.

Wir Biologen könnten überaus zufrieden sein, wenn wir nur je so weit kämen, die Vorgänge der individuellen Entwicklung durchaus auf solche »unklaren Kräfte« zurückzuführen. Es kann überhaupt nicht Aufgabe des Biologen als solchen sein, die physikalisch-chemischen Begriffe weiter zu analysiren als es seitens der Physiker und Chemiker geschehen ist.

Wenn wir einmal so weit sein werden, um auch nur die Hauptvorgänge der Ontogenese auf die Wirkungsweisen der jetzt bekannten Kraftformen zurückzuführen, werden die Physiker und Chemiker sicher schon außerordentlich viel weiter gelangt sein; und die zu jener fernen Zeit existirenden Kulturnationen können dann gleich von diesen weiteren Fortschritten Gebrauch machen.

Vorläufig aber können wir gleich den gegenwärtigen Physikern weiterhin mit dem herkömmlichen und bequemen Begriffe Kraft arbeiten und können danach streben, die Kräfte zu erkennen, welche an der Selbstgestaltung der Organismen bethelligt sind; dabei können wir den Vorwurf der Unklarheit seitens O. HERTWIG's ruhig ertragen. Ich selber aber habe bereits seit Jahren in den Fällen, in denen es gut ausführbar ist und »wo es einfacher wirkt«, die Ausdrücke Wirkungsweisen und Wirkungsgrößen den Bezeichnungen: Kraftformen, Kraftgrößen und Naturgesetze vorgezogen und so die Erforschung der »gestaltenden Wirkungsweisen« als das Ziel der »allgemeinen« Entwicklungsmechanik hingestellt.

HERTWIG verkennt ferner bei seinem Vorwurf der unklaren Ziele, dass »Forschungen« immer »unklare« Ziele haben, da die Forschung nicht auf Bekanntes, sondern auf Unbekanntes gerichtet ist. Wenn das Ziel schon ganz »klar« wäre, brauchten wir es nicht erst zu erforschen.

Wer dagegen beabsichtigt, Bekanntes gut darzustellen, der kann und muss ein »klares Ziel« haben.

Beim Forschen haben wir bloß eine bestimmte Erscheinung oder einen Komplex von Erscheinungen vor Augen, die, resp. den wir ergründen wollen. Zu welchem Resultat jedoch diese Forschung führen wird, wissen wir vorher nicht; und wir kommen dabei sogar oft auf einen ganz anderen Weg, als wir vorher gedacht oder auch nur vermuthet haben. Wie haben sich unsere Auffassungen der Forschungsziele: was ist Elektrizität, was ist Licht, Tuberkulose, Diphtherie, Nervus sympathicus, im Laufe der Forschung verändert?

Sicher bekannt ist dem Forscher bloß die nächste Aufgabe, die er sich gestellt hat; wohin ihre Verfolgung ihn führen wird, ist

unklar. Darin liegt nicht, wie HERTWIG meint, ein Vorwurf, sondern etwas Selbstverständliches. Je klarer schon das Endziel ist, um so weniger ist noch zu erforschen.

So sei denn unser von HERTWIG gar nicht erkanntes, ja trotz unserer vielfachen speciellen Darstellungen von ihm nicht einmal geahntes neues Ziel nochmals dargestellt: als Fortsetzung der durch die deskriptive Erforschung der normalen Gestaltungsvorgänge gewonnenen allgemeinsten, das heißt in Bezug auf das Besondere der Wirkungsweisen und ihrer Lokalisation sehr unbestimmten, ja meist überaus defekten causalen Erkenntnis, welche uns zudem die Vorgänge bloß in formaler Hinsicht: als zusammenhängende sichtbare Gestaltänderungen beschreibt oder sie gar bloß aus lückenhaften Stadienreihen durch Interpolation integriert, soll in Zukunft allmählich eine exakte causale Kenntnis treten, das heißt, eine die qualitativ einfachen Wirkungsweisen und deren Lokalisation, Wirkungszeit und -Größe genau bestimmende Kenntnis; also die Zurückführung jeder neuen Form und Struktur nicht mehr wie bisher nur auf eine Reihe von Formwandlungen, sondern auf möglichst einfache Wirkungsweisen.

Hier taucht der causal-analytische Begriff der Einfachheit wieder auf, den HERTWIG, wie wir sahen, fälschlich als einen rein deskriptiven auffasste, indem er ihn auf die Einfachheit der Beschreibung als solcher bezog, statt auf die Analyse bis auf die einfachsten und daher allgemeinsten Komponenten und auf die in Folge dessen »einfachste«, das heißt, das »Wesen« des Geschehens darstellende Beschreibung.

Ie. Anhang: Deskriptive und causale Forschung.

Nach der so gewonnenen Einsicht sind wir nun im Stande, die Frage HERTWIG's zu beantworten: »Was ist deskriptive, was causale Forschung, was sind deskriptive, was causale Forscher?«

Da die deskriptive Forschung auch causale Erkenntnis gewähren kann, so ist HERTWIG, wie er sagt, nicht im Stande, diese Frage selber zu beantworten, was uns nicht mehr wundern kann, da wir ihn vorher schon einmal über das alte Problem des »Kahlkopfes« fallen sahen.

Ich denke, die Benennung wird auch hier, wie so oft, wo eine fließende, also keine scharfe Grenze, sondern ein allmählicher Übergang zwischen zwei verschiedenen Sachen vorhanden ist, unter Anwendung des Principes: *a potiori fit denominatio*, gegeben.

Danach ist ein deskriptiver Forscher ein solcher, der ausschließlich oder fast ausschließlich deskriptiv forscht; ein causaler, wer dies überwiegend in causaler Weise thut; dem entsprechend ist deskriptive Forschung solche Forschung, die überwiegend deskriptive Kenntnis, causale Forschung ist eine solche, die überwiegend ursächliche Kenntnis gewährt.

Danach ist nun noch zu erörtern, was hier »deskriptiv«, also »beschreibend« bedeuten soll, denn wir haben ja gesehen, dass jede Kenntnis und Erkenntnis »beschrieben« werden, beschreibend dargestellt werden kann und muss.

»Deskriptive Anatomie« ist ein historischer Begriff, dessen wirkliche Geschichte durch besonderes Studium ermittelt werden muss. Ich gebe daher hier nur meine subjektive Auffassung.

Was man in jedem Einzelfall direkt sehen und also zunächst und sogleich beschreiben kann, ist die sichtbare Form und die sichtbare Bewegung, also die Formänderung. Die Beschreibung dieser ist also wohl die ursprüngliche, die primäre; darauf ist daher der Name deskriptiv jedenfalls zuerst angewandt worden und desshalb daran haften geblieben, also an der Beschreibung des Sichtbaren. Dagegen müssen die ursächlichen Wirkungsweisen dieser Formänderungen auf ganz andere Weise »ermittelt« werden; sie können nur nach umständlichen vergleichenden oder nach besonderen experimentellen Forschungen erschlossen werden; erst dann, und in dem Maße als dies geschehen ist, können sie auch beschrieben werden; das ist also eine sehr sekundäre Beschreibung.

Aber schon vor dieser erst in letzter Zeit in der Biologie aktuell gewordenen Art der Beschreibung, der Beschreibung der Wirkungen als Folge von Wirkungsweisen, wurde der deskriptiven Anatomie eine andere gegenübergestellt, die vergleichende Anatomie. Bei ihrem Auftreten als besondere Disciplin musste sie das Bestreben haben, um sich in ihrer Eigenart zu kennzeichnen und so sich besser zur Geltung zu bringen, sich einen eigenen Namen beizulegen; wie dies jetzt aus dem gleichen Grunde die direkte causale Forschung gethan hat. Der Name »vergleichende Anatomie« ist nach der besonderen Forschungsmethode gegeben worden. Als Gegensatz oder auch nur zur Unterscheidung von der »deskriptiven« Anatomie ist er aber in so fern nicht richtig, als die vergleichende Anatomie ihrem Wesen nach selber beschreibend vorgeht; sie beschreibt gleichfalls, was sie an den normalen Organismen direkt sieht. Nur hält sie sich nicht an die einzelne Art von Lebewesen,

wie die sogenannte deskriptive Forschung, sondern vergleicht unter verschiedenen Arten. Wir kommen daher nochmals zum Begriff des Deskriptiven zurück.

Es wird historischer Weise noch ein besonderer Gebrauch von dem Namen der deskriptiven Anatomie gemacht. Amtlich versteht man bekanntlich in Deutschland und Österreich darunter unzutreffender Weise nur die systematische Anatomie, die Schilderung der Körpertheile nach den einheitlichen Systemen, und unterscheidet sie so von der topographischen Anatomie, von der Anatomie der Lage der Theile zu einander und im Ganzen; das geschieht, obgleich diese Anatomie ebenfalls oder eigentlich noch mehr rein deskriptive, bloß das Gesehene beschreibende Lehre ist, ohne dass dabei etwas Besonderes zu denken ist, sofern sie nicht, wie es aber meist geschieht, zugleich als angewandte Anatomie behandelt wird, die auf specielle chirurgische und sonstige praktische Bedürfnisse und Erfahrungen Rücksicht nimmt.

Ich glaube also: unter »deskriptiv« versteht man bloße Beschreibung des direkt Wahrgenommenen oder direkt Wahrnehmbaren, und zwar zunächst des Einzelfalles. Eine etwas höhere Art der deskriptiven Thätigkeit wird entfaltet, wenn von mehreren gleichartigen Objekten, z. B. von mehreren erwachsenen Menschen, das Gemeinsame und damit das Wesentliche aus dem vielen Zufälligen speciell herausgenommen und dargestellt wird. Die »deskriptive Anatomie« besteht dem entsprechend (von den »Variationen« abgesehen) in der Beschreibung des Wesentlichen, der fertigen, normalen (also für die betreffende Species »typischen«) Gestaltungen. Eine noch »höhere« Art der Beschreibung, um diesen nach HERTWIG freilich für die andere Art »beleidigenden« Ausdruck zu gebrauchen, ist die Darstellung des Gemeinsamen und des Unterscheidenden, und die darauf gegründete Heraushebung des im eben erörterten Sinne Wesentlichen derselben Organe verschiedener Lebewesen, z. B. die Schilderung der wesentlichen Eigenschaften von allen Säugethier- oder allen Wirbelthierherzen, wie sie die vergleichende Anatomie erstrebt. Auf fast dieselbe Stufe gehört auch die Schilderung des Wesentlichen, Gemeinsamen und Unterscheidenden verschiedener Entwicklungsstufen desselben Organs eines Thieres, wie sie die sogenannte »deskriptive Entwicklungsgeschichte«, die ja eben auch schon vergleicht, bei guter Ausführung darbietet. Die »deskriptive Entwicklungsgeschichte« besteht daher (von den »Variationen« abgesehen) in der Beschreibung

des Wesentlichen der normalen (also für die betreffende Species »typischen«) Gestalt- und Strukturänderungen der sich entwickelnden Organismen. Noch höher steht dann weiter die Vergleichung der Entwicklungsstadien desselben Organs bei verschiedenen Thieren, die als vergleichende Entwicklungsgeschichte κατ' ἐξοχήν bezeichnet wird.

Sehr häufig freilich kann auch die sogenannte deskriptive Entwicklungsgeschichte sich nicht mit dem einfachen Zusehen und mit der Darstellung des Gesehenen begnügen, da sich die im Inneren stattfindenden formalen Vorgänge der direkten Beobachtung entziehen. Es müssen also einzelne Stadien konservirt und mikrotomirt werden etc.; dann muss aus den gewonnenen Bildern durch Vergleichung der sichtbaren Befunde die wesentliche Verschiedenheit der Stadien ermittelt und der formale Umbildungsvorgang, durch den diese Änderungen hervorgebracht worden sind, durch Denken zu ermitteln gesucht, also der Beobachtung untergelegt werden. Dabei werden dann natürlich oft sehr verschiedene Auffassungen geäußert, und es ist äußerst schwierig, allmählich die richtige Auffassung als solche zu erweisen.

Es sei nur an die Lehre von der formalen Entstehungsweise des mittleren Keimblattes, sowie an die Spermatogenese erinnert. Auch hierbei muss, wie bei jeder Forschung, oft der — sit venia verbo — naturwissenschaftliche Instinkt: die zur Zeit noch nicht zu beweisende subjektive Auffassung vorläufig aushelfen.

Aber das eigentliche Ziel ist hier wieder die Ermittlung der Vorgänge bloß als Änderungen oder Bewegungen geformter Theile, nicht die Ermittlung der Wirkungsweisen. Wenn diese Art der Forschung aber ihr Ziel auf causale Verhältnisse richtet und sich dabei nicht bloß auf ursächliche Zusammenhänge allgemeiner Art beschränkt, so überschreitet sie die in ihr selber gelegenen Grenzen zuverlässiger Arbeit.

Selbst die reine Beschreibung des Einzelfalles bedarf allbekannter Weise schon häufig der Unterstellung und Interpolation, der Ergänzung durch Schließen, sofern sie nach Vollständigkeit der Beschreibung strebt; denn auch ihr wird die Vollständigkeit der Beobachtung häufig unmöglich gemacht. Da sich oft feine Theile, z. B. Nervenfasern, der Wahrnehmung entziehen und selbst die besten Färbungen uns im Stiche lassen, so muss zeitweise das nicht Sichtbare zunächst nach Analogien erschlossen werden.

Die im Sinne der obigen Definitionen vergleichenden Wissen-

schaften des normalen Geschehens dagegen gewähren schon erhebliche causale Kenntniss, aus Gründen, die im Abschnitt über Methodik erörtert werden.

Die rein deskriptive Untersuchung des fertigen Einzelfalles gewährt für sich keine causale Kenntniss; denn daraus, dass immer dasselbe gebildet wird, kann nicht auf die Art seiner bildenden Ursache, sondern nur auf eine Konstanz der ursächlichen Verhältnisse geschlossen werden. Erst wenn Änderung eintritt und immer zwei Änderungen zugleich auftreten, können wir schließen, dass sie in causalem Zusammenhang stehen. Erst großen Reihen solcher Beobachtungen kommt diese Wirkung zu, wobei dann immer schon Vergleichung zur Beschreibung hinzutritt.

Aber auch bei der Vergleichung des »normalen« Geschehens ist die causale Ausbeute, wie wir früher sahen, im Verhältnisse zur deskriptiven Leistung noch relativ gering; und die Schlüsse auf die ursächlichen Wirkungsweisen sind in Bezug auf die Qualität, Lokalisation, Zeit und Größe dieser Wirkungsweisen sehr unbestimmte.

Anders ist es nun bei der von uns als direkte oder exakte causale Forschung bezeichneten Richtung, deren Hilfsmittel das causalmorphologische, insbesondere das analytische Experiment ist, über welches im zweiten Abschnitt ausführlich gehandelt wird. Hier gestattet nicht selten ein einziges, mehrmals mit demselben Erfolg wiederholtes, richtig angestelltes und gut gelungenes Experiment einen sicheren Schluss auf ursächliche Beziehungen bestimmter Theile und zwar auf Wirkungsweisen, die wir auf Grund auch der sorgfältigsten deskriptiven und vergleichenden Beobachtung des normalen Geschehens nie erfahren haben würden. Ich erinnere an die Ermittlung, dass die Richtung der Medianebene des Frosch-embryo im Ei durch den künstlich bestimmbaren Befruchtungsmeridian bestimmt werden kann, dass es von der Gestalt und Anordnung des Dotters einer isolirten der beiden ersten Furchungszellen abhängt, ob ein halber oder ganzer Embryo aus dieser einzelnen Zelle entsteht.

Die weitere Begründung dieser Sachlage wird in dem Abschnitt über die Methodik erfolgen.

Wir können nun auch eine weitere Frage HERTWIG's, die er wieder nicht selber lösen konnte, beantworten, die Frage: Wie steht die Entwicklungsgeschichte zur Entwicklungsmechanik?

Entwicklungsgeschichte bezeichnet, das Wort in seiner vollen Bedeutung genommen, die vollständige Lehre vom Entwicklungsgeschehen; sie ist somit der allgemeinere, umfassendere Begriff als Entwicklungsmechanik, sofern wir letztere, um ihr Spezifisches hervorzuheben, allein als die causale Entwicklungslehre bezeichnen, wobei wir aber von meiner ersten Definition abweichen, welche auch die Beschreibung aller Bewegungen als solcher mit umfasste (s. o. pag. 6). Nur ist dabei die Hauptsache nicht zu übersehen, dass die »Entwicklungsgeschichte« »historischer« Weise bisher den »engeren« Begriff darstellte, da sie nicht voll genommen, nicht als die vollständige Lehre alles Entwicklungsgeschehens, sondern bloß als die vollständige Lehre vom Sichtbaren des normalen Entwicklungsgeschehens, als die Lehre von den äußeren und inneren Formwandlungen aufgefasst worden ist.

Doch ist dem früher Gesagten noch beizufügen, dass auch die deskriptive entwicklungsgeschichtliche Forschung, in ihrer neueren feineren Art der Untersuchung zum Theil schon eine wichtige Frage beantworten hilft, die von uns als eine nächste Vorfrage der causalen Forschung bezeichnet worden ist: nämlich die Frage nach genauerer Lokalisation der Ursachen. Sie thut dies, in so fern sie z. B. die Keimbahnen während der Ontogenese möglichst genau verfolgt, oder bei Formbildungen, welche unter lokalem Wachsthum stattfinden, indem sie durch Beobachtung der Kerntheilungsstadien festzustellen sucht, an welchen Stellen dabei die Zelltheilungen vor sich gehen, also welche Stellen die aktiven (NB. aber nur in Bezug auf Zelltheilung die aktiven) sind. Dabei kann freilich die Formbildung außerdem zugleich durch Zellenzuwanderung oder -Fortwanderung sowie durch Änderung der Zellgestalten bedingt sein. Immerhin gewährt uns hier die deskriptive Forschung wieder eine wichtige Hilfe, wesshalb wir solche, die unmittelbaren Vorfragen der »qualitativen« causalen Forschung behandelnde Untersuchungen gern in das Archiv für Entwicklungsmechanik aufnehmen.

In der Einleitung dieses Archivs habe ich diese ganze Sachlage und den Nutzen der anderen biologischen Disciplinen für die Entwicklungsmechanik auf pag. 24—36, also ziemlich ausführlich behandelt. HERTWIG hat daraus nur eine minimale Auslese getroffen, sagt aber gleichwohl, ich hätte die anderen Disciplinen als inferior zurückgewiesen.

Im Gegensatz zu dieser Unterstellung wurde diese Einleitung

mit der Ausführung geschlossen (2, pag. 38), dass die Entwicklungsmechanik nur in »steter Symbiose« mit »allen« anderen biologischen Disciplinen in dauernd Erfolg versprechender Weise gepflegt werden kann.

O. BÜTSCHLI hat jüngst (5, pag. 13) in Erinnerung gebracht, dass er bereits im Jahre 1876 auf die causale Unvollständigkeit der allein auf die vergleichende Anatomie gegründeten »Morphologie« (11) hingewiesen hat, wobei er zugleich die von uns als direkte bezeichnete causale Forschung postulierte. Der Autor sagt: »Diese Morphologie begreift nur eine Seite des gesammten Wesens organischer Gestalten, da diese auch einzeln für sich, aus den gegebenen Grundlagen und Bedingungen ihres Hervorgehens sich erklären lassen müssen. Nur diese Auffassung der Morphologie der organischen Wesen, jetzt noch ein nebelhafter Traum der fernsten Zukunft, würde das leisten können, was sich die heutige Morphologie meiner Ansicht nach mit Unrecht zuschreibt: nämlich die causale mechanische Erklärung der organischen Gestalten. Denn wenn auch gezeigt worden wäre, dass eine organische Form sich aus einer anderen herleitet, und wenn selbst, was heute kaum in einem Falle möglich gewesen ist, die Bedingungen des Eintretens dieser Umwandlungen dargelegt worden wären, so würde dennoch nur das Material gegeben sein, an welchem eine causal-mechanische Erklärung sich künftig zu versuchen hätte; gerade wie Jemand, der, ohne Kenntniss der Einrichtung und der wirklichen Kräfte in einer abgefeuerten Kanone, durch vielfache Beobachtung zu der sicheren Überzeugung gelangt wäre, dass die Thätigkeit des Kanoniers die Ursache des Hervorschießens des Geschosses sei, nun auch damit eine causal-mechanische Erklärung der wirklichen Entstehung der Geschossbewegung gefunden zu haben glaubte.«

HERTWIG stellt mir schließlich die Aufgabe, anzugeben: »welchen Bestandtheilen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte nun die Ehre der Aufnahme im Archiv für Entwicklungsmechanik zu Theil werden soll«.

Die bezügliche Ausführung am Schlusse der Einleitung des Archivs scheint ihn also nicht befriedigt zu haben. Andere Autoren dagegen haben mich gerade unter Bezugnahme auf diese Stelle dazu beglückwünscht, dass es mir gelungen sei, das Gebiet der Entwicklungsmechanik so gut abzugrenzen. Ich erlaube mir daher zur

Ergänzung diese Stelle hier noch zu reproduciren, ohne eine weitere Hinzufügung für nöthig zu halten. Sie lautet (2, pag. 36):

»Wie die Entwicklungsmechanik sich aller Methoden, welche ursächliche Erkenntnis gewähren, und aller biologischen Disciplinen für ihre Zwecke bedient, so umfasst auch ihr Forschungsgebiet alle Lebewesen von den niedersten Protisten bis zu den höchsten thierischen und pflanzlichen Organismen.

»Demgemäß wird dieses Archiv ursächliche Abhandlungen aus allen biologischen Disciplinen aufnehmen. Da dasselbe jedoch nicht beabsichtigt, den Fachzeitschriften dieser anderen Richtungen auf ihrem speciellen Gebiete Konkurrenz zu machen, so werden bloß solche Arbeiten dieser Richtung aufzunehmen sein, welche ‚direkt‘ ein causales Ziel verfolgen (handele es sich um die Örtlichkeit, Zeitlichkeit, Größe oder Qualität der Ursache) und welche diesem Zwecke entsprechend ihr Forschungsmaterial gesammelt und bearbeitet haben.

»Deskriptive Arbeiten dagegen, welchen bloß gelegentlich einige causale Vermuthungen eingefügt sind, ohne dass versucht wird, durch Vergleichung von entsprechend verschiedenen Thatsachen diese Annahmen zu stützen, fallen daher nicht in den Rahmen dieses Archivs.

»Vergleichend anatomische Abhandlungen, welche die Gestalten der behandelten Objekte ausschließlich auf die Faktoren der Variation und Vererbung zurückführen, ohne nach der weiteren Analyse dieser komplexen Komponenten zu streben, liegen gleichfalls außerhalb des Gebietes unseres Archivs, da diese erstere Analyse ebenso wie der Nachweis der Abstammung das eigenste Forschungsgebiet der vergleichenden Anatomie darstellt.«

(Schluss folgt.)

Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem.

Kritische Studie und Versuch einer Geschichte der Entwicklung
nervöser Substanz.

Von

Dr. Alfred Schaper,

Demonstrator of Histology and Embryology; Harvard Medical School, Boston, Mass.

Mit 17 Figuren im Text.

Eingegangen am 1. Januar 1897.

Unsere Anschauungen über die Histogenese des centralen Nervensystems der Wirbelthiere haben seit Mitte der achtziger Jahre durch die klassischen Arbeiten von WILHELM HIS eine fundamentale und weitgreifende Umgestaltung erfahren. Der Schwerpunkt dieser Arbeiten liegt zweifellos in der Begründung der Neuroblastentheorie, die für alle Zeiten eng mit dem Namen HIS verknüpft bleiben wird. Mit ihr hat uns HIS gelehrt, dass in einem frühen Stadium der Entwicklung specifisch differenzirte Zellen (Neuroblasten) im Medullarrohr auftreten, die durch Aussenden eines Fortsatzes je einer Nervenfasern den Ursprung geben und sich selbst zu der der Nervenfasern zugehörigen Ganglienzelle umgestalten. Hierdurch wurde der wichtige Nachweis geliefert, dass Nerv und Nervenzelle stets eine morphologische und funktionelle Einheit bilden.

Dieser HIS'schen Theorie über die Entwicklung der Nerven, die weiterhin durch KÖLLIKER, RAMÓN Y CAJAL, VON LENHOSSEK, KASTSCHENKO, VIGNAL etc. gestützt wurde und heute wohl durch die Mehrzahl der Histologen und Embryologen vertreten wird, stand bisher die Lehre von der Entwicklung der Nerven durch »Zellketten« mit einer gewissen Gleichberechtigung gegenüber, in so fern sie von nicht weniger bedeutenden Männern als BALFOUR, DOHRN,

VON KUPFFER, BEARD, GOETTE, VAN WIJHE etc. ins Leben gerufen war und behauptet wurde. Zahlreiche neuere Beobachtungen jedoch haben selbst einige der letzteren Autoren und viele ihrer früheren Anhänger in das His'sche Lager hinübergeführt, so dass heut zu Tage die Neuroblastentheorie die herrschende geworden und zu einer neuen Grundlage für unsere durch sie gänzlich umgestaltete Anschauung über die Morphologie, Physiologie und Pathologie des Centralnervensystems dienen konnte. Erst in jüngster Zeit hat BEARD in seiner bedeutungsvollen Arbeit über »The transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida« (4) die Allgemeingültigkeit der Neuroblastentheorie (»process-theory«) von Neuem in Frage ziehen zu müssen geglaubt. Er macht uns in seiner diesbezüglichen Abhandlung mit Verhältnissen bekannt, die in der That sehr zu Gunsten der Zellkettenentwicklung (»cell-chain theory«) jener transitorisch-embryonalen Nerven sprechen und somit die Frage der Nervenentwicklung wieder als eine offene erscheinen lassen könnten. Außerdem will BEARD selbst an anderen Nerven (Spinalnerven) von Raja Verhältnisse beobachtet haben, die mit der »process-theory« absolut nicht in Einklang zu bringen seien. Trotz dieser Beobachtungen jedoch ist selbst BEARD geneigt, die Zellkettenentwicklung nur als einen primitiveren Modus zu betrachten, der besonders bei niederen Wirbelthieren prädominirt, während er die Entwicklung gemäß der »process-theory« als die weitverbreitetste und für die höheren Wirbelthiere normale ansieht. — Wenngleich die BEARD'schen Untersuchungen ein großes Interesse beanspruchen und für die Geschichte der Entwicklung des Nervensystems einen höchst werthvollen Beitrag liefern würden, so bedürfen sie doch meiner Meinung nach zunächst noch weiterer Bestätigung, ehe wir uns zu voreiligen Schlussfolgerungen in Bezug auf die Nervenentwicklung im Allgemeinen verleiten lassen dürfen. Vor Allem bedarf es noch des Beweises, dass derartige den Nerven vorausgehenden Zellkettenbildungen sich wirklich in Nervenfasern umwandeln. Dieser Beweis ist meines Wissens weder von BEARD noch von allen früheren Vertheidigern der Zellkettentheorie jemals erbracht worden. Vor der Hand ist daher die auf unzähligen positiven Thatsachen aufgebaute His'sche Neuroblastentheorie als die allein existenzberechtigte anzusehen, und die tagtäglich sich mehrenden neuen Beobachtungen über diesen Entstehungsmodus der Nervenfasern selbst in primitivstem nervösen Substrat (Riechschleimhaut, DISSE, 6) geben zu erwarten, dass wir uns mit dieser Theorie auf dem rechten Wege befinden.

Den His'schen Forschungen verdanken wir ferner eine Reihe neuer Aufschlüsse über die frühesten Differenzirungsvorgänge im embryonalen Mark, im Besonderen über die Herkunft der Neuroblasten und über die Entwicklung und Metamorphose jener zelligen Elemente des Nervenrohres, die dem specifischen Stützgerüst desselben, der Neuroglia, den Ursprung geben und von His Spongioblasten benannt worden sind. Die Resultate seiner diesbezüglichen Untersuchungen hat His niedergelegt in dem klassischen Werke über »Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark« (9), dessen Quintessenz in dem Schlusse enthalten ist, dass Spongioblasten sowohl wie Neuroblasten beide zwar aus der ektodermalen Anlage des Markrohres hervorgehen, dass erstere jedoch ausschließlich aus dem primären Epithelantheil des Medullarrohres ihren Ursprung nehmen, während die Neuroblasten von eigenartigen rundlichen, meist in Karyokinese begriffenen Zellen abzuleiten sind, die, principiell von den Epithelzellen verschieden, zwischen den inneren Abschnitten der letzteren der Membrana limitans interna unmittelbar anliegen und von His als »Keimzellen« bezeichnet worden sind.

His ist geneigt, in diesem Entwicklungsmodus der Neuroblasten ein Analogon zur Entwicklung der Spermatozoen zu erblicken; ob mit Recht, wird aus den folgenden Erörterungen hervorgehen. — Obgleich gegen die hier präcisirte His'sche Auffassung und speciell gegen die Annahme einer zwischen medullären Epithelzellen und Keimzellen bestehenden Heterogenie schon seit längerer Zeit von KÖLLIKER, RAMÓN Y CAJAL, VIGNAL und mir schwerwiegende und auf Thatsachen begründete Bedenken erhoben worden sind, so scheint doch die His'sche Lehre heut zu Tage gleichsam zu einem Evangelium der meisten Histologen und Embryologen geworden zu sein; in Lehrbüchern sowohl als in akademischen Vorlesungen hat eine derartige Darstellung der Histogenese des Centralnervensystems weitverbreitete Aufnahme gefunden. Ich habe nach wiederholtem, sorgfältigem Durchlesen der His'schen Arbeiten den Eindruck gewonnen, als ob His selbst nicht einmal so unbedingtes Vertrauen zu einer principiellen Trennung zwischen Keim- und Epithelzellen gehabt hat, indem sich häufig in seiner Darstellung eine gewisse Unsicherheit geltend macht und er sich an einer Stelle seines Neuroblastenwerkes (pag. 333, Anmerk.) sogar zu der Annahme genöthigt sieht, dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sei, »dass in früheren Zeiten

ein Theil der Keimzellenabkömmlinge zu Epithelzellen bez. zu Spongioblasten wird. —

Derartige Schwierigkeiten in der hier vorliegenden Frage sind jedoch von der Mehrzahl der Histologen unbeachtet geblieben und die Heterogenie der Keim- und Epithelzellen wurde als ein unumstößliches Axiom betrachtet. Es muss in der That einigermaßen befremden, dass trotz der Bedenken so erfahrener und gewissenhafter Forscher, wie KÖLLIKER, RAMÓN und VIGNAL, die His'sche Lehre in ihrer ursprünglichsten Form einen so ungehinderten Siegeszug feiern konnte. Die Wucht des Namens »His« allein mag vielleicht zur Erklärung dieser Thatsache genügen. Auf der anderen Seite jedoch scheint mir die Ursache zu einem großen Theil darin begründet zu sein, dass die Gegner der His'schen Lehre die Resultate ihrer eigenen Beobachtungen und ihre Ansichten über die hier in Betracht kommenden hochcomplicirten Vorgänge niemals mit solcher Präcision und in solchem Zusammenhange niedergeschrieben haben, als es von His in seinem Neuroblastenwerke geschehen ist. Demgemäß scheint es mir an der Zeit zu sein, hierin das Versäumte nachzuholen und in systematischer Weise die His'sche Interpretation der vorliegenden Verhältnisse einer kritischen Betrachtung zu unterwerfen, um zu sehen, in wie weit sie noch den neueren Beobachtungen und Thatsachen Stand zu halten vermag.

Wie schon hervorgehoben, liegt der Schwerpunkt der His'schen Lehre in der Annahme, dass bereits in der frühesten Entwicklungsperiode der epithelialen Anlage des embryonalen Markes eigenartige, von dem Epithel verschiedene zellige Elemente, die Keimzellen, in Erscheinung treten, die weiterhin den Neuroblasten und somit den specifisch nervösen Elementen des Centralnervensystems, und zwar nur diesen, den Ursprung geben, während die Neuroglia lediglich von dem epithelialen Antheil des Nervenrohres abzuleiten ist. — Dieser Annahme gegenüber steht die von KÖLLIKER, RAMÓN y CAJAL, VIGNAL, mir und Anderen vertretene Anschauung, dass die von His als Keimzellen bezeichneten Elemente sich principiell von den Epithelien der ektodermalen Uranlage des embryonalen Markes nicht unterscheiden, sondern lediglich jugendliche oder in Theilung begriffene Formen der letzteren darstellen, die durch fortgesetzte lebhaftete Proliferation das Material liefern für eine Generation indifferenter Zellen, welche weiterhin sowohl Nerven- als Gliazellen aus sich hervorgehen lassen. Diese Ideen sind bereits ausgesprochen in

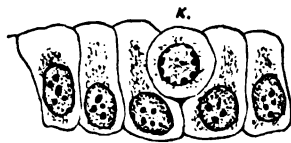
KÖLLIKER's »Handbuch der Gewebelehre« (VI. Aufl.) in dem Kapitel über die Entwicklung des Rückenmarkes und finden sich niedergelegt und näher präcisirt als Resultat eigener Beobachtungen in meinen Untersuchungen über die Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier (22). Es soll im Folgenden meine Aufgabe sein, die oben zunächst nur in ihren Grundzügen vorgeführten gegensätzlichen Anschauungen kritisch zu beleuchten, die Konsequenzen beider im Einzelnen auszuführen und auf ihre Lebensfähigkeit zu prüfen.

Was zunächst die so bedeutungsvolle Frage nach der Herkunft der Keimzellen anbetrifft, so hat uns selbst HIS hierüber keine positive Antwort gegeben. Ihre nichtepitheliale Natur sucht er dadurch zu begründen, dass es ihm nie gelungen ist, Übergangsformen von den Keimzellen

zu den epithelialen Elementen der primären Markanlage zu finden. Am weitesten zurückverfolgt hat HIS die Keimzellen bei jüngsten Kaninchenembryonen zu einer Zeit, wo sich die Rückenwülste eben emporwölben. Die Markplatte (Fig. 1)

besteht hier in ihrer Hauptmasse aus einer einfachen Schicht palissadenförmig an einander gereihter, kurzcyllindrischer Epithelzellen. In dem oberen Abschnitte dieser Epithelplatte jedoch (d. h. demjenigen, der später den Centralkanal begrenzt) lagern »in unregelmäßigen Abständen von einander große runde Zellen (K), deren heller durchsichtiger Protoplasmaleib sich gegen den der Epithelzellen deutlich abhebt. Sie sind nicht sehr reichlich vorhanden, einige derselben zeigen Kerne mit ruhendem Charakter, andere zeigen Mitosen Diese runden zwischen die Epithelien eingeschobenen Elemente sind die Keimzellen«. — Derartige Zellen nun finden sich in der Markanlage sämtlicher Wirbelthiere und zwar nehmen sie im Laufe des weiteren Embryonallebens an Zahl beträchtlich zu und bilden am Höhepunkt ihrer Entwicklung (beim Menschen etwa zu Ende der vierten Embryonalwoche) eine fast geschlossene Schicht an der Membrana limitans interna, vornehmlich in dem seitlichen Wandungsbezirk des Centralkanals. Sie fallen hier besonders ins Auge durch die zahlreichen karyokinetischen Figuren, die bereits vor einer Reihe von Jahren von RAUBER, ALTMANN, MERK u. A. beobachtet und als Proliferationserscheinungen der epithelialen Elemente des Marks beschrieben wurden. HIS jedoch erblickt in ihnen

Fig. 1.



Markplatte eines Kaninchenembryos
(nach HIS).

die Mitosen seiner Keimzellen und räumt ihnen somit eine Sonderstellung unter den zelligen Elementen des Neuralrohres ein.

Ich selbst habe seiner Zeit bei meinen histogenetischen Studien über das Kleinhirn der Knochenfische Gelegenheit gefunden, der Frage über die Herkunft der His'schen Keimzellen näher zu treten und habe in der Folge auch bei höheren Vertebraten meine Aufmerksamkeit darauf gerichtet. So habe ich beispielsweise beim Kaninchen die »Keimzellen« bis in die früheste Anlage der Markplatte hinein verfolgen können und hierbei genau die gleichen Verhältnisse angetroffen, wie sie von His in seinem Neuroblastenwerk beschrieben und abgebildet sind. Doch auch außerhalb der Medullarplatte, im Bereich des indifferenten Ektoderms, habe ich hier und da zwischen den kubischen oder kurzcyllindrischen Epithelien Zellen angetroffen, die in Bezug auf Form und Größe und Beschaffenheit ihres Kerns, resp. der karyokinetischen Figuren, durchaus den Keimzellen der Medullarplatte glichen. Sollen wir diese letzteren nun auch noch als »Keimzellen« betrachten, d. h. sollen wir sie als jetzt schon specialisirte Zellen ansehen, die nach Einwanderung in das Medullargebiet bestimmt sind, den Neuroblasten den Ursprung zu geben? Sollen wir alsdann das indifferente Ektoderm als ihre Wiege bezeichnen, oder sollen wir ihren Ursprung noch weiter zurück suchen? Wo dann? In der Blastula, in der Morula? — Wir wissen, dass auf diesen Stadien der Entwicklung derartige Differenzierungsprodukte mit unseren heutigen optischen Hilfsmitteln noch nicht wahrnehmbar sind und vermuthlich überhaupt nicht existiren. Eine derartige Annahme würde außerdem die Folgerung gerechtfertigt erscheinen lassen, mehr oder weniger für alle specifischen Elemente des thierischen Körpers in diesem Stadium bereits »Keimzellen« aufzufinden. Die einfachste Überlegung zeigt uns die Unhaltbarkeit einer solchen Spekulation. Ich habe diese Truganalyse vorgenommen, nur um zu beweisen, ein wie gefährliches Ding es überhaupt ist, in so unbestimmtem Sinne, wie es bis heute nur geschehen kann, von »Keimzellen« zu sprechen, in so fern wenigstens, als die meisten Autoren darunter speciell charakterisirte und gewöhnlich in lebhafter Proliferation befindliche Strukturelemente verstanden wissen wollen, die in ihrer eigenthümlichen Form schon frühzeitig in der Entwicklung des Organismus in Erscheinung treten, um dann in einem gewissen Momente einer bestimmten Zellspecies den Ursprung zu geben.

So auch His mit seinen Keimzellen der Neuroblasten, wenn er

sagt, dass Keimzellen und Epithelzellen der Markanlage heterogene Gebilde sind, und damit also voraussetzt, dass seine Keimzellen schon außerhalb der durchaus epithelialen Anlage der Medullarplatte und früher als diese irgend wie und irgend wo bestanden haben müssen. —

Eine Sonderstellung in diesen frühesten Differenzierungsprocessen nehmen vielleicht die Keimzellen der Geschlechtszellen ein. Zahlreiche Beobachtungen, sowie unsere heutigen Anschauungen über Vererbung und Kontinuität des Keimplasmas machen es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass diese in der That von vorn herein auch in ihrer äußeren Erscheinung eine gewisse Eigenart gegenüber dem epithelialen und mesenchymalen Keimantheil zu Tage treten lassen, die uns in vielen Fällen in den Stand setzen, sie schon frühzeitig als die Keimzellen (Ursamenzellen oder Ureier) der weit später in Erscheinung tretenden reifen Geschlechtszellen zu erkennen. Doch auch in diesem Sinne ist mit dem Begriffe »Keimzellen« in jüngster Zeit ein etwas leichtsinniges Spiel getrieben, indem beispielsweise Zellen des Mesothels, die sich lediglich durch ihre relative Größe und rundliche Form, sowie ihren großen oder in Mitose befindlichen Kern vor den übrigen Zellen auszeichneten, ohne Weiteres einem vorgefassten Plane zu Liebe als Ureier bezeichnet wurden, während wir es zweifellos hier in der Mehrzahl der Fälle ausschließlich mit Proliferationsstadien der typischen Zellen des betreffenden embryonalen Abschnittes zu thun haben. Es ist das Verdienst MINOT's, in seinem Artikel »Gegen das Gonotom« (16) zuerst auf diesen Missbrauch nachdrücklicher Weise hingewiesen zu haben.

Kehren wir nun zu unseren Keimzellen in der Medullarplatte zurück. Wenn wir uns im Vorigen von der Unmöglichkeit überzeugt haben, auf dem dort eingeschlagenen Wege etwas Sicheres über die Herkunft und den ersten Zeitpunkt des Auftretens der Keimzellen zu erfahren, so bleibt uns wohl nichts weiter übrig, als unsere Zuflucht zu einem anderen, meiner Meinung nach von vorn herein viel näher liegenden Entstehungsmodus zu nehmen; nämlich die »Keimzellen« als indifferente Elemente der epithelialen Uranlage des embryonalen Marks zu betrachten, d. h. als Epithelien in den verschiedenen Phasen der Karyokinese. — Ich habe schon vorher betont, dass auch außerhalb der Anlage der Markplatte im Bereiche des indifferenten Ektoderms keimzellenartige Elemente vorkommen, d. h. rundliche, relativ große Zellen, deren Kern sich meist in irgend einem Stadium der Karyokinese befindet. Ich habe weiterhin konstatiren

können, dass durchaus ähnliche Zellen in größerer oder geringerer Anzahl auch in den übrigen Keimblättern anzutreffen sind und dass diese identisch sind mit denjenigen Elementen, die bisher für nichts Anderes als für Proliferationserscheinungen der bezüglichen Epithelkomplexe angesehen wurden. Dasselbe gute Recht und dieselben Gründe, die für Entoderm und Mesoderm gelten, werden sich auch für das Ektoderm bewähren müssen. So liegt denn in der That nicht der geringste Grund vor, weshalb die »keimzellenartigen« Elemente des Ektoderms und in gleicher Weise diejenigen im Bereiche der Uranlage der Markplatte nicht ebenfalls als in Proliferation befindliche Epithelzellen dieser Organe angesehen werden sollten. Von den hier vorliegenden morphologischen Differenzen zwischen zwei Zellformen ohne Weiteres auf eine verschiedene Specificität schließen zu wollen, würde durchaus unberechtigt sein. Es ist eine weitverbreitete und wohlbekannte Erscheinung, dass die Zellen (und die Epithelien sind keineswegs hiervon ausgenommen) während des Proliferationsprocesses, so weit es die äußeren Verhältnisse gestatten, eine mehr oder minder indifferente, d. h. kugelige Form anzunehmen bestrebt sind und gewöhnlich an Volum zunehmen, wobei das Protoplasma häufig eine hellere und mehr homogene Beschaffenheit gewinnt. Diese beiden an den »Keimzellen« zu beobachtenden Erscheinungen, auf die von His ein besonderes Gewicht gelegt zu werden scheint, bieten daher absolut nichts Specificisches und berechtigen uns keineswegs, zwischen ihnen und den Epithelzellen der Markanlage einen principiellen Unterschied machen zu wollen.

Nöthigt uns also demnach Alles zu der Annahme, dass die »Keimzellen« lediglich jugendliche oder proliferirende Zellen darstellen, und wissen wir, dass in der hier in Frage kommenden Entwicklungsperiode die Markanlage ausschließlich aus Epithelzellen besteht, so ergibt sich daraus als logische Folgerung, dass die »Keimzellen« als Abkömmlinge oder Entwicklungsphasen eben dieser Epithelzellen anzuerkennen sind.

Wenn wir im Vorigen die »Keimzellen« als ein Glied in der Lebensgeschichte der Epithelzellen des embryonalen Markes erkannt zu haben glauben, so muss auch der Nachweis zu erbringen sein, dass aus diesen Zellen thatsächlich Epithelzellen wieder hervorgehen.

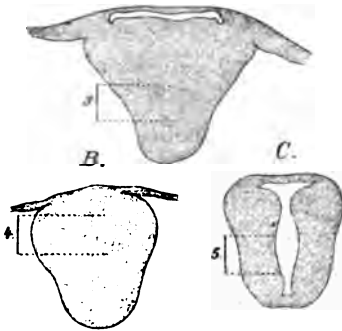
His ist, wie er schreibt, keinen Bildern begegnet, welche ein Hervorgehen von Epithelzellen aus »Keimzellen« erkennen ließen. — Jedermann, der versucht hat, an fixirten Präparaten Zellen durch ihre Proliferationsphasen hindurch zu verfolgen, wird erfahren haben,

wie unendlich schwierig es in vielen Fällen ist, eine lückenlose Anschauung von diesen Formwandlungen zu erhalten, was besonders für die Phasen vor und nach der eigentlichen Karyokinese gilt, wo der Kern eben aus seinem Ruhezustand heraustritt oder in denselben zurückkehrt, wo die Zelle anfängt, ihre charakteristische Ruheform aufzugeben, oder im Begriff steht, aus der mehr oder weniger indifferenten Form während der Mitose in die erstere zurückzukehren. Es bedarf besonders günstiger Umstände und besonders günstigen Materials, um einen einigermaßen befriedigenden Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen. Das embryonale Mark gehört in Folge des außerordentlich dichten Gefüges seiner zelligen Elemente zweifellos zu den ungünstigsten Untersuchungsobjekten. Um überhaupt die erwünschte Klarheit mikroskopischer Bilder zu ermöglichen, bedarf es in diesem Falle äußerst dünner Schnitte, und diese wieder bringen den verhängnisvollen Nachtheil mit sich, dass uns meist nur Bruchstücke und Segmente der relativ großen Elemente zur Beobachtung kommen und dadurch der natürliche Zusammenhang und die natürliche Form derselben verloren geht. Auf diese Weise ist der Phantasie des Beobachters ein großer Spielraum gelassen, der denn auch, wie ein Studium hierhin gehöriger Arbeiten zeigt, redlich ausgenutzt worden ist. — Ich danke es lediglich einem glücklichen Zufall, dass mir bei meinen einschlägigen Untersuchungen ein Objekt in die Hände gefallen ist, welches durch die Eigenart der frühesten Entwicklung seiner Markanlage Verhältnisse darbietet, die der Beobachtung der hier in Frage stehenden Vorgänge, d. h. der Umwandlung der »Keimzellen« in Epithelzellen besonders günstig zu sein scheint. Ich meine die Markanlage der Knochenfische und speciell der Forelle in der Entwicklungsperiode vom 20.—30. Tage nach der Befruchtung. Über die hier zu Tage tretenden histologischen Verhältnisse habe ich bereits in meiner Arbeit über die Kleinhirnentwicklung der Teleostier (22, pag. 651—655) berichtet, muss jedoch hier unter Benutzung der dort gegebenen Abbildungen (Fig. 2, 3, 4, 5) auf verschiedene Einzelheiten nochmals eingehender zurückkommen. Wie bekannt legt sich bei Knochenfischen der Medullarstrang in Form eines soliden kielartigen Vorsprungs an, der mit seiner Spitze nach abwärts gerichtet und mit seiner breiten Basis der Unterfläche des Ektoderms anliegt (Fig. 2 A). Betrachten wir in diesem Entwicklungsstadium einen Querschnitt durch den Medullarkiel bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 3), so fällt uns zunächst eine deutliche Differenz zwischen den wandständigen und centralen Zellen auf. Während

erstere nämlich eine mehr oder weniger radiäre Anordnung erkennen lassen und langgestreckte Kerne besitzen, finden wir die mittleren

Fig. 2.

A.



A Diagramm durch den Medullarstrang eines Forellenembryos von 22 Tagen.

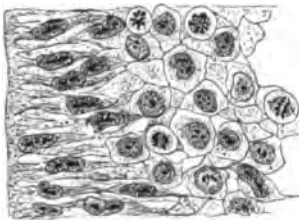
B Diagramm durch den Medullarstrang eines Forellenembryos von 25 Tagen.

C Diagramm durch das Medullarrohr eines Forellenembryos von 31 Tagen.

Vergr. 100. •

Zeit, wo der noch solide Medullarstrang sich vom Ektoderm abzuschneiden und eine mehr oder minder ovale Form anzunehmen beginnt (Fig. 2 B und 4), dass die central gelegenen »Keimzellen« nach

Fig. 3.



Segment aus einem Querschnitt durch den Medullarstrang eines Forellenembryos von 22 Tagen (vgl. Fig. 2A).

Vergr. 600.

gen zur Genüge, dass die hier beobachteten »Keimzellen« nichts weiter als die Mutterzellen der peripheren Epithelzellen sind und jeder Specificität entbehren.

Auf einem etwas vorgerückteren Entwicklungsstadium des

Zellen in regelloser Gruppierung zusammengehäuft, mit großen rundlichen Kernen ausgestattet und zahlreiche karyokinetische Figuren aufweisend. Ich habe in meiner oben citirten Arbeit die letzteren Elemente eingehend beschrieben und gezeigt, dass sie sowohl in Größe und Form als im Verhalten ihres Kernes durchaus den His'schen Keimzellen gleichen, die wir auf einem späteren Stadium der Membrana limitans interna des Medullarrohres angelagert finden, und dass wir nicht umhin können, dieselben als den letzteren homologe Elemente zu betrachten. Verfolgen wir nun das weitere Schicksal dieser »Keimzellen«, so finden wir zu der

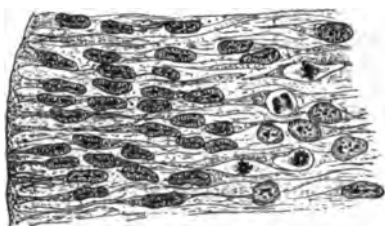
abgelaufener Karyokinese spindel- oder birnenförmige Gestalt annehmen und peripherwärts zwischen die hier gelegenen horizontal geschichteten Epithelzellen sich einschieben. In diesen neugebildeten jugendlichen, sich mehr und mehr abplattenden Zellen fällt es nicht schwer, die allmähliche Umwandlung des Kernes in jene langgestreckte Form, die für die peripheren Epithelzellen charakteristisch ist, Schritt für Schritt zu verfolgen. Diese Erscheinungen zei-

Medullarstranges finden wir denselben von dem Ektoderm vollständig separirt und sehen im Inneren durch Bildung eines senkrecht verlaufenden Spaltes die Formation des Centralkanals anheben (Fig. 2 C). Bei dieser Spaltbildung werden natürlicher Weise die am meisten central gelegenen »Keimzellen« dem neugebildeten Centralkanal am nächsten zu liegen kommen und später der Membrana limitans interna unmittelbar anlagern, somit also die für die His'schen Keimzellen charakteristische Situation einnehmen. Die diese Verhältnisse illustrirende Abbildung 5 lässt keinen Zweifel mehr, dass die proliferirenden Epithelzellen an der Limitans interna den His'schen Keimzellen durchaus homolog sind. Wenn

die Übergangsformen von letzteren zu den ruhenden Epithelzellen jetzt nicht mehr mit gleicher Deutlichkeit hervortreten, wie in früheren Entwicklungsstadien (Fig. 4), so hat dies, wie schon oben erwähnt, seinen Grund in der jetzt weit dichteren Struktur des Medullarrohres und besonders in der äußerst kompakten Lagerung der großen Epithelkerne. Nichtsdestoweniger können uns bei sorgfältiger Beobachtung und genügend dünnen Schnitten auch hier die gewünschten Übergangsformen nicht entgehen, die sich meist durch ihre Birnen- oder Spindelform und durch die ovale Gestalt ihres Kerns, dessen Chromatinbestandtheile noch unregelmäßig zerstreut liegen, charakterisiren. Besonders hervorzuheben sei, dass zu dieser Zeit noch keine Spur der His'schen Mantelzone (Neuroblasten) existirt und daher diese hier zu beobachtenden Übergangszellen trotz der Ähnlichkeit der Form nichts mit jenen »Übergangszellen« zu thun haben können, die His als die Vorstufen der Neuroblasten beschreibt.

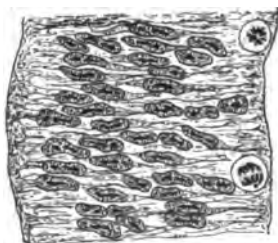
Ein besonderes Interesse und eingehendere Betrachtung beansprucht die stereotype Lagerung der »Keimzellen« an

Fig. 4.



Segment aus einem Querschnitt durch den Medullarstrang eines Forellenembryos von 25 Tagen (vgl. Fig. 2 B). — Vergr. 600.

Fig. 5.



Segment aus einem Querschnitt durch das Medullarrohr eines Forellenembryos von 31 Tagen (vgl. Fig. 2 C). Vergr. 600.

der Membrana limitans interna, eine Thatsache, die zuerst von ALTMANN (1) und RAUBER (18) beobachtet, später jedoch von MERK (15) in so fern modificirt wurde, als er zwar von einer »ventrikulären« Prädisposition der Mitosen spricht, gleichzeitig jedoch das Vorkommen zahlreicher »ultraventrikulärer« Mitosen durch die ganze Dicke der Wandung des Neuralrohres beschreibt, welche letztere besonders in einzelnen Abschnitten des Centralnervensystems, wie beispielsweise im Kleinhirn, besonders massenhaft auftreten sollen. Dem gegenüber haben mir meine Beobachtungen auf das deutlichste erwiesen, dass bei allen Vertebraten während einer bestimmten Entwicklungsperiode die ventrikuläre Wand-schicht aller Abschnitte des Neuralrohres den ausschließlichen Sitz der Proliferationsprocesse bilden¹⁾.

Diese typische Lagerung der »Keimzellen« im embryonalen Mark kann während der ersten Entwicklungsphase des Nervenrohres nicht besonders auffällig erscheinen, wenn wir bedenken, dass bei den Knochenfischen beispielsweise der Spaltraum zur Bildung des Centralkanals inmitten der central gelegenen proliferirenden Elemente des Medullarstranges entsteht und dass bei den übrigen Wirbelthieren, wo die Bildung des Medullarrohres durch einen ausgesprochenen Faltungsprocess des Ektoderms geschieht, die ventrikuläre Zone der Wandung des Rohres derjenigen Schicht (nämlich der äußeren) des indifferenten Ektoderms entspricht, in welcher, wie bekannt, die mitotischen Processe des letzteren sich abspielen.

Bemerkenswerth ist nun aber, dass die »Keimzellen« auch in den nächsten Stadien der Entwicklung, ja selbst noch zu einer Zeit, wo die Wandung des Neuralrohres bereits beträchtliche Dimensionen und vielfache Zellschichten aufweist, diese typische Lagerung um den Centralkanal beibehalten. Wenn wir uns jedoch weiter umsehen nach der Lokalisation der Proliferationserscheinungen in anderen epithelialen Organen des embryonalen Körpers, so werden wir zu der Einsicht kommen, dass die oben beschriebene Lagerung der proliferirenden Zellen keineswegs eine exklusive Eigentümlichkeit des Medullarrohres darstellt. Schon ALTMANN

¹⁾ Vereinzelte Mitosen, die man in frühen Entwicklungsperioden gelegentlich außerhalb dieser genannten Schicht antrifft, sind als atypisch zu betrachten und gegenüber der oben genannten, so augenscheinigen Gesetzmäßigkeit in der Lokalisation der Mitosen bedeutungslos. Die Angaben MERK's beruhen auf irrthümlichen Beobachtungen, die durch Schräg- oder Tangential-schnitte bedingt wurden.

hat im Jahre 1881 in seinen Untersuchungen »Über embryonales Wachsthum« den Satz aufgestellt, »dass die Zellvermehrung beim Embryo in allen epithelialen Organen nur von einer einheitlichen Fläche ausgehe, nämlich von derjenigen, welche vom Mesoderm am weitesten abliegt«. Meine eigenen in dieser Richtung angestellten Untersuchungen, die hauptsächlich an Schweinsembryonen von 6—7 mm Länge vorgenommen wurden, lassen mich diese ALTMANN'sche Entdeckung im vollen Umfange bestätigen. Der von ALTMANN auf diesen Thatsachen begründete Satz lässt sich nun weiterhin dahin specialisiren, dass in früher Embryonalperiode in der Wandung aller epithelialen Hohlorgane, wie beispielsweise des Medullarrohres, der Augenblase, der Linsenblase, der Ohrblase, des Darmes, der Urnierenkanälchen etc., die Zelltheilungsprocesse sich fast ausschließlich in dem dem

Fig. 6.

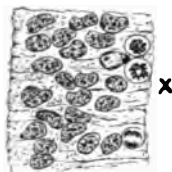


Fig. 7.



Fig. 6. Querschnitt durch die Wand des Darmes eines Schweinsembryos von 7 mm Länge. — Bei X liegt das Lumen des Darmes. — Vergr. 600.

Fig. 7. Querschnitt durch die Wand des Ohrbläschens eines Schweinsembryos von 7 mm Länge. — Bei X liegt die centrale Höhle. — Vergr. 600.

Hohlräume zunächst gelegenen Wandungsbezirk abspielen und sich hier in gewissen Entwicklungsperioden durch zahlreiche Kerntheilungsfiguren zu erkennen geben. In Folge dessen finden wir denn auch in allen diesen Organen zu einer gewissen Zeit überraschend gleichartige Verhältnisse vor, wenngleich das Medullarrohr durch die enorme Zahl seiner »Keimzellen« alle übrigen Organe zu übertreffen scheint (Fig. 5, 6, 7, 9). Niemanden wird es einfallen, in diesen »Keimzellen« des Darmes beispielsweise etwas Anderes zu erblicken als die in Proliferation befindlichen Epithelzellen dieses Organs, die lediglich zur Vermehrung der vorhandenen epithelialen Elemente bestimmt sind; wie es denn in der That auch meistens nicht schwer fällt, hier zur Genüge Übergangsformen von den ersteren zu den letzteren zu finden. Die Abbildungen 6 und 7 mögen zur Illustration dieser Verhältnisse dienen.

Besonders instructive Bilder in Bezug auf die Erscheinung und

Lokalisation der proliferierenden Zellen liefern uns die Wandungen der sekundären Augenblase und des Linsenbläschens, wie sie sich beispielsweise auf einem Horizontalschnitt durch das Auge eines 6 mm langen Schweinsembryos präsentieren. Abbildung 8 zeigt uns ein Diagramm eines solchen Schnittes bei schwacher Vergrößerung

Fig. 8.

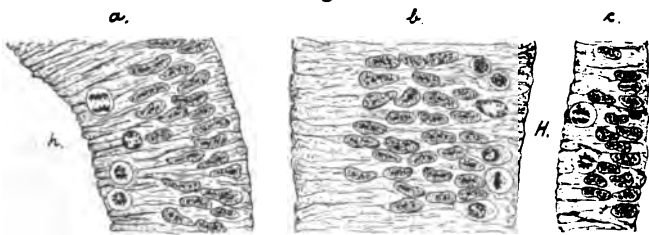


Diagramm eines Horizontalschnitts durch das Auge eines Schweinsembryos von 7 mm Länge. — Vergr. 125.

und Fig. 9 die histologische Struktur der einzelnen Wandbezirke im Bereich eines Sektors, der in Fig. 8 durch punktierte Linien begrenzt ist. Wir werden uns leicht orientieren, dass wir in *a* (Fig. 9) die hintere Wandung der Linsenblase, in *b* die Retinalschicht der Augenblase und in *c* die Pigmentschicht der letzteren vor uns haben. Der zwischen *b* und *c* befindliche Spaltraum *H* ist die im Schwinden begriffene Höhlung der primären Augenblase und links von *a* haben wir den Hohlraum *h* der Linsenblase zu suchen.

Die histologische Differenzierung der vor uns liegenden Abschnitte des embryonalen Auges ist auf diesem Stadium der Entwicklung noch wenig vorgeschritten. In allen drei Gebieten tragen die konstituierenden Zellen noch mehr oder weniger epithelialen Charakter und weisen, abgesehen von der Verschiedenheit ihrer Form und sehr geringen Abweichungen in der Struktur des Chromatingerüstes ihrer Kerne, kaum irgend etwas Spezifisches auf. Ins Auge

Fig. 9.



Querschnitt durch die hintere Wand des Linsenbläschens (*a*), sowie der Retinalschicht (*b*) und Pigmentschicht (*c*) der sekundären Augenblase eines Schweinsembryos von 7 mm Länge. — Vergr. 600.

fallend sind die zahlreichen karyokinetischen Figuren und vor Allem ihre durchaus konstante Lagerung in dem Bezirk der einzelnen Wandungssektoren, der den von letzteren umschlossenen Hohlraum unmittelbar begrenzt. Also auch hier, d. h. in drei morphologischen Abschnitten des embryonalen Auges, die im

weiteren Verlauf der Entwicklung so durchaus verschiedene Wege der Differenzierung einschlagen, finden wir in Bezug auf die Lokalisation der Proliferationserscheinungen während einer gewissen Periode dieselbe gemeinsame Gesetzmäßigkeit, die wir in der Wandung des Ohrbläschens (Fig. 7), des Darmes (Fig. 6), der Urnierenkanälchen und — des Medullarrohres beobachtet haben.

Die hier geschilderten Erscheinungen sind gelegentlich auch von anderen Autoren beobachtet und hier und da erwähnt worden, ohne jedoch die nöthige Würdigung gefunden zu haben. Meines Erachtens nach ist die von ALTMANN entdeckte Gesetzmäßigkeit dieser Erscheinungen für sämtliche epithelialen Organe des embryonalen Körpers von höchster entwicklungsgeschichtlicher Bedeutung und schien es mir daher wohl am Platze, an der Hand überzeugender Illustrationen von NEUM die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese interessante Thatsache zu lenken, ganz abgesehen davon, dass die nöthige Berücksichtigung dieser Thatsache für die Beurtheilung der uns hier am meisten interessirenden »Keimzellen« des Medullarrohres ganz andere Gesichtspunkte gewinnen lässt.

Über die Gründe dieser eigenartigen Lokalisation der Kerntheilungsfiguren möchte ich mich vor der Hand mit Bestimmtheit noch nicht aussprechen. Dazu bedarf dieser Gegenstand noch spezieller Untersuchung. Doch habe ich nach meinen bisherigen Untersuchungen die Anschauung gewonnen, dass mechanische Momente und die Regulirung des Stoffwechsels im embryonalen Keim hierbei von hervorragender Bedeutung sind. Es scheint mir auf der einen Seite höchst wahrscheinlich, dass der der centralen Höhlung zunächst gelegene Abschnitt epithelialer Hohlorgane der Aktivität und Bewegung proliferirender Zellen den geringsten mechanischen Widerstand entgegengesetzt und dass auf der anderen Seite dieser Bezirk den intensivsten Stoffwechsel ermöglicht, der für lebhafteste Proliferationsprocesse eine Existenzbedingung ist. Zu einer Zeit, wo im embryonalen Körper von einer allgemeinen Vascularisation noch keine Rede ist, dienen meines Erachtens nach die vorhandenen epithelialen Hohlräume und Röhren als Reservoirs und Leitungsbahnen einer eiweißhaltigen Ernährungsflüssigkeit¹⁾, die von hier aus durch Imbibition oder Diffusion in die benachbarten Gewebe gelangt. Ist dies der Fall, so sind natürlicherweise die diesen Hohlräumen zunächst

¹⁾ In Schnitten durch fixirte Präparate junger Embryonen finden sich in den epithelialen Hohlräumen fast ausnahmslos Koagulationsprodukte albuminöser Substanzen.

liegenden Theile der umgebenden Wandung der unmittelbarsten und besten Ernährung zugänglich und somit der günstigste Platz für lebhafteste vitale Processe. — Später, wenn die Vascularisirung sämtlicher embryonalen Organe Platz greift, ändern sich natürlicherweise diese Ernährungsbedingungen und damit auch die Lokalisation der Zellproliferationserscheinungen. So finden wir denn in der That auf einem späteren Stadium der Entwicklung Kerntheilungsfiguren mehr oder weniger durch die ganze Wandung von Hohlorganen verbreitet, welche Erscheinung wir selbst im Medullarrohr in vorgeschrittener Entwicklungsperiode kennen lernen werden, oder die Proliferationsprocesse spielen sich vornehmlich im Außenbezirk der Wandung, nahe der Basalmembran und nahe dem unter dieser gelegenen reichlich entwickelten Kapillarnetz ab; so in vielen drüsigen Organen, wie beispielsweise im Hoden zur Zeit der Spermatogenese. —

Wenn wir nun nach alledem uns überzeugt haben, dass die His'schen Keimzellen im embryonalen Mark weder durch ihre morphologische Erscheinung noch durch ihre Lokalisation irgend welche Besonderheiten gegenüber den »Keimzellen« anderer epithelialer Organe des embryonalen Körpers aufweisen, wenn wir weiterhin gesehen haben, dass an günstigen Objekten die genetische Zugehörigkeit der medullären Keimzellen zu den Epithelzellen des Medullarrohres und ihre Umwandlung in letztere mit Sicherheit nachgewiesen werden kann, so ist auch keine Berechtigung mehr vorhanden, diesen Keimzellen im His'schen Sinne irgend eine Specificität zuzuschreiben und sie als die prädestinirten Vorläufer der Neuroblasten anzusehen. — Die His'schen Keimzellen sind nichts Anderes als in Theilung begriffene oder neugebildete Epithelzellen des embryonalen Markes, die sich lediglich durch ihre jugendliche indifferente Form von den älteren Elementen unterscheiden und bis zu einem gewissen Stadium der Entwicklung, d. h. so lange die Wandung des Medullarrohres sich lediglich aus gleichartigen epithelialen Zellen zusammensetzt, ausschließlich zur Vermehrung dieser Elemente dienen. —

Wenden wir uns nun nach diesen Betrachtungen über die Herkunft und Bedeutung der »Keimzellen« den weiteren Entwicklungs- und Differenzirungsvorgängen des Medullarrohres zu und zwar speciell der Entstehung der beiden typischen Strukturelemente des Centralnervensystems, der Neurogliazellen einerseits und der Ganglienzellen andererseits. His leitet bekanntlich jede

dieser Gewebsformen von frühzeitig differenzierten Mutterzellen ab, von denen er die einen Spongioblasten, die anderen Neuroblasten genannt hat, und zwar betrachtet er als Spongioblasten die ursprünglichen epithelialen, später eigenartig metamorphosirten Elemente des Medullarrohres und als Neuroblasten jene Generation von Zellen, die auf einem späteren Stadium der Entwicklung in der äußeren Wandzone des Medullarrohres lagern, sich durch ihre Form und Beschaffenheit ihres Kerns wesentlich von den ursprünglichen Epithelzellen unterscheiden und hierdurch zur Bildung einer besonderen Schicht, der His'schen Mantelschicht, Veranlassung geben.

— Was zunächst die Spongioblasten anbetrifft, die His also durch die im embryonalen Mark vorhandenen Epithelzellen repräsentirt sieht, so stoßen wir bereits mit der Annahme, dass aus diesen relativ wenigen Elementen des Medullarrohres durch einfache Metamorphose und eigenartige Umwandlung des Protoplasmas jene Unmengen von Nenrogliazellen, die das ausgebildete Centralnervensystem enthält, hervorgehen sollen, auf bedenkliche Schwierigkeiten. Es scheint als ob His selbst diese Schwäche seiner Theorie gefühlt hat, wie aus seinen Auseinandersetzungen auf pag. 336 seines Neuroblastenwerkes hervorgeht, wo er sagt: »Eine besonders schwierige Frage ist die nach der Vermehrung der Epithelzellen und der Spongioblasten. Man hat an zwei Möglichkeiten zu denken: entweder liefern die sich vermehrenden Keimzellen sowohl Neuroblasten als Epithelzellen und Spongioblasten, oder die Epithelzellen vermehren sich direkt. Ich bin keinen Bildern begegnet, welche ein Hervorgehen von Epithelzellen aus Keimzellen erkennen lassen, andererseits aber besitze ich auch keine unzweifelhafte Anschauungen über die Theilung von Epithelzellen. Auf früheren Entwicklungsstufen nimmt die Menge der Kerne erheblich zu, während deren Größe sich verringert. Hier und da bin ich auf Bilder gekommen, wo Mitosen anscheinend im Inneren von inneren Spongioblasten lagen, aber man hat solche Bilder immer mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen, und ich ziehe es vor, die Frage nach der Vermehrung der Epithelzellen noch offen zu lassen bis zur Gewinnung günstigen Beobachtungsmaterials.« Und weiter fügt er hinzu: »Eine Vermehrung der Spongioblasten in späterer Zeit anzunehmen, liegt meines Erachtens kein entscheidender Grund vor.« — Die Unhaltbarkeit des letzteren Satzes ist bereits von KÖLLIKER in der sechsten Auflage seiner »Gewebelehre« (II. pag. 142) betont worden, wie denn überhaupt die ganze Behandlung der Frage über die Vermehrung

und Umwandlung der medullären Epithelzellen Seitens His' den Eindruck des Unsicheren macht. Nachdem es mir, wie im Vorigen aus einander gesetzt, gelungen ist, Übergangsformen zwischen Keim- und Epithelzellen nachzuweisen und eine Anzahl anderer Gründe anzuführen, die uns nöthigen, in früher Embryonalzeit die Keimzellen als die Producenten der Epithelien anzusehen, so kann jetzt über die Herkunft resp. über die Vermehrung der epithelialen Bestandtheile des embryonalen Markes, d. h. der His'schen Spongioblasten, kein Zweifel mehr existiren.

Nun ist aber weiterhin eine bekannte Thatsache, dass zu einem gewissen Zeitpunkt, und zwar in noch früher Entwicklungsperiode, die »Keimzellen« an der Membrana limitans verschwinden. Es entsteht daher die Frage, wo und wie findet von jetzt ab die Vermehrung der Spongioblasten statt, wenn wir uns mit der His'schen Annahme, dass von diesem Moment eine weitere Vermehrung der Spongioblasten nicht mehr erforderlich sei, nicht einverstanden erklären können? Man sieht nun um diese Zeit in der That vereinzelte Kerntheilungsfiguren inmitten der Epithelkernschicht der Medullarwand auftreten. Abgesehen davon jedoch, dass es aus später anzuführenden Gründen schwer ist, mit Sicherheit zu entscheiden, ob diese Proliferationserscheinungen wirklich den epithelialen, jetzt schon eigenartig zu Stützelementen differenzirten Epithelzellen angehören, würden diese sporadisch auftretenden Mitosen kaum zur Erklärung einer weiteren beträchtlichen Vermehrung der Spongioblasten dienen können. Wir sehen also, dass wir auf diesem von His eingeschlagenen Wege zur Erklärung der Differenzirungsvorgänge im embryonalen Mark auf keine Weise recht zum Ziele kommen und wir somit wohl genöthigt sind, den mikroskopischen Thatsachen eine andere Deutung zu geben.

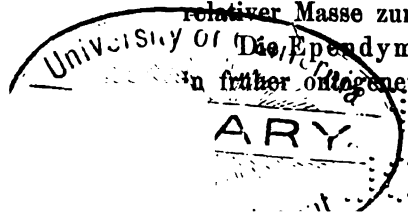
Wenn wir bei irgend einem Wirbelthiere die ersten Entwicklungsphasen des Medullarrohres verfolgen, so sehen wir, dass das Wachsthum desselben Anfangs lediglich durch Vermehrung der durchaus gleichartigen epithelialen Elemente bedingt ist, die, wie im Vorigen gezeigt, aus den »Keimzellen« an der Membrana limitans interna ihren Ursprung nehmen. Die aus diesem Material aufgebaute Wandung des primitiven Medullarrohres, die besonders bei den Säugern und Vögeln bereits beträchtliche Dimensionen erreicht, besitzt noch keinerlei nervöse Elemente, sondern bildet lediglich das formgebende Substrat, auf welchem sich von einem gewissen Moment ab die für das spätere Organ specifischen

Differenzierungen vollziehen. Die Epithelzellen verwandeln sich, wie His (9) gezeigt hat, durch eigenartige Modifikation ihres Protoplasmas in wohlcharakterisirte Stützelemente und bilden so ein Gertüstwerk, in dessen Zwischenräumen sich spätere celluläre Prozesse in bestimmten Bahnen abspielen. Dieses in früher Embryonalperiode auftretende Stützgerüst ist auch das phylogenetisch jüngste. So repräsentirt es bei *Amphioxus* den einzigen, Zeitlebens bestehenden Stützapparat des Centralnervensystems (Fig. 11), und auch bei *Petromyzon* noch sind höchstwahrscheinlich sämtliche Neurogliaelemente als Umwandlungsprodukte dieses primären epithelialen Gertüstwerkes zu betrachten. Je weiter wir in der Reihe der Wirbelthiere aufwärts steigen, um so mehr verliert dieser primäre Stützapparat an seiner ursprünglichen Bedeutung. Je mehr das Mark an voluminöser Entfaltung zunimmt, um so mehr wächst das Bedürfnis nach einer Vermehrung der Stützsubstanz und es treten jetzt jene Elemente in Erscheinung, die uns im centralen Nervensystem höherer Vertebraten als Neuroglia bekannt sind und die wir aus genetischen Gründen zu den ursprünglichen Stützelementen, die gemeiniglich als Ependymzellen bezeichnet werden, in einen gewissen Gegensatz bringen müssen. Woher stammen nun diese Neurogliaelemente im engeren Sinne? Um diese Frage zu beantworten, haben wir zunächst zu unserem embryonalen Mark zurückzukehren zu dem Zeitpunkt, wo die Entwicklung der epithelialen Elemente ihren Höhepunkt erreicht hat oder demselben doch jedenfalls nahe ist, um die jetzt einsetzenden höchst bedeutungsvollen Differenzierungsvorgänge ins Auge zu fassen. Wir sehen, dass die »Keimzellen« an der *Limitans interna* beträchtlich an Zahl zugenommen haben und überall lebhaft Proliferationserscheinungen aufweisen. Ihre Abkömmlinge jedoch haben aufgehört, sich als epitheliale Elemente ihren Vorgängern (d. i. den bis jetzt gebildeten ependymalen Epithelzellen) anzuschließen, sondern wandern jetzt zwischen den epithelialen Stützelementen hindurch, um sich außerhalb der Kernzone der letzteren abzulagern¹⁾. Die hierbei sich abspielenden feineren Prozesse und Umformungen sind von His seiner Zeit (9) auf das sorgfältigste beobachtet und beschrieben

¹⁾ Letzteres findet nur bei höheren Vertebraten statt, wo es zur Ausbildung einer eigentlichen Mantelschicht kommt. Die verschiedenen Modifikationen in der Durchwanderung der Keimzellenabkömmlinge werden später besprochen werden.

worden und kann ich dieselben nach eigenen Beobachtungen im Wesentlichen bestätigen. Es liegt nicht im Rahmen dieser Abhandlung, auf diese Verhältnisse hier näher einzutreten, hervorgehoben sei nur, dass an geeignetem Material es im Allgemeinen nicht schwer fällt, diese durchwandernden birnen- oder spindelförmigen Zellen durch die Form und Chromatinstruktur ihrer Kerne von den mit länglichen oder ovalen Kernen ausgestatteten Stützzellen zu unterscheiden. Sobald sie den äußeren Bereich der Medullarwand erreicht haben, lagern sie sich in dem Raume zwischen Limitans externa oder dem sich bereits entwickelnden Randschleier (His) und der Kernzone der Epithelien ab und sind jetzt charakterisirt durch ihre rundlichen, mit einem zarten Chromatingerüst ausgestatteten Kerne und den geringen Betrag von Protoplasma, das oft nur mit Mühe nachzuweisen ist. Diese Generation von Zellen ist nun, wie bekannt, von His als »Neuroblasten« bezeichnet, indem er in ihnen diejenigen Elemente erblickt, die durch weitere Metamorphose sich ausschließlich zu Nervenzellen umwandeln. Meine Beobachtungen jedoch haben mir, wie schon seiner Zeit (22) berichtet, in Übereinstimmung mit denen von KÖLLIKER, VIGNAL u. A. gezeigt, dass diese Elemente der His'schen Mantelschicht keineswegs als die ausschließlichen Vorfahren von Nervenzellen angesehen werden können, sondern dass sie eine Generation indifferenten Zellen darstellen, die durch spätere Differenzirung sich sowohl in Nerven- als Gliazellen umwandeln. Somit haben wir denn in einem Theil dieser Elemente eine weitere Quelle für die Bildung von Stützsubstanz des centralen Nervensystems zu erblicken, eine Quelle, die meines Erachtens ergiebig genug ist, um den enormen Bedarf an Gliazellen für das ausgewachsene Organ zu decken, zumal diese indifferenten Zellen z. Th. eine fortgesetzte Proliferationsthätigkeit erhalten, die sich durch später auftretende Kerntheilungserscheinungen in der Mantelschicht dokumentirt. Je höher die phylogenetische Stellung eines Wirbelthieres ist oder je weiter es fortschreitet in seiner individuellen Entwicklung, um so mehr finden wir diesen sekundären Typus von Stützelementen entwickelt, um so mehr sehen wir ihn vikariierend und ergänzend an Stelle des ursprünglichen ependymalen Stützgerüstes, das mehr und mehr an funktioneller Bedeutung und relativer Masse zurücktritt, eintreten.

Die Ependymfasern, die bei den niedersten Vertebraten, oder in früher ontogenetischer Entwicklungsperiode, oder in Abschnitten



des Centralnervensystems, die zeitlebens auf embryonaler Stufe verbleiben, vom Centralkanal bis zur Oberfläche des Markes reichen, verlieren bei voluminöser Entfaltung des letzteren entweder ihren Zusammenhang mit der Oberfläche oder mit dem Centralkanal, oder mit beiden. Hierbei wird der den Kern enthaltende Körper einer großen Anzahl von Ependymzellen mehr oder minder in die Mitte der Marksubstanz hineinbezogen, und die allmähliche Verwandlung solcher isolirten Zellen in spinnenförmige Stützelemente ist von LENHOSSÉK (13) bereits früher beschrieben worden. Die übrigen in der Umgebung des Centralkanals zurückgebliebenen Zellen bilden die ependymale Auskleidung der centralen Höhlen des Nervensystems und lassen die Rudimente ihrer peripheren Fortsätze häufig noch erkennen. Ob die ins Innere der Wandung des Neuralrohres hineinbezogenen primitiven Ependymzellen noch fortpflanzungsfähig sind, um hierdurch noch bemerkenswerth zur Vermehrung des definitiven Stützgerüsts beitragen zu können, scheint mir sehr unwahrscheinlich, wenigstens sind nirgends irgend welche Zeichen von Kerntheilung in ihnen nachweisbar. Ich habe im Gegentheil vielmehr den Eindruck gewonnen, dass beim Kleinhirn wenigstens ein Theil dieser Elemente später völlig zu Grunde geht.

Schon LENHOSSÉK (13) hat darauf hingewiesen, dass die Zahl der späteren Neurogliazellen (»Spinnenzellen«) zu groß ist, als dass sie alle auf Ependymzellen zurückgeführt werden könnten. Er glaubt, dass ein großer Theil der Spinnenzellen aus »Keimzellen« hervorgeht und bezeichnet diesen Weg der Entwicklung als einen »cänogenetisch abgekürzten«. Wenn nun auch nach meinen und anderer Autoren Beobachtungen die späteren Neurogliazellen für gewöhnlich nicht direkt aus den »Keimzellen« hervorgehen, so differenziren sie sich doch, wie wir gesehen haben, von einem Theil ihrer unmittelbaren Abkömmlinge. — Die früher von HIS, LACHI, VALENTI u. A. vertretene Ansicht, nach welcher sämtliche oder ein Theil der Neurogliaelemente mesodermaler Abkunft seien, kann heute als völlig abgethan betrachtet werden. Es ist kein Zweifel mehr, dass sämtliche Elemente der nervösen Stützsubstanz ektodermalen und epithelialen Ursprungs sind, gleichgültig, ob sie direkt durch Umwandlung aus dem primitiven Epithel des embryonalen Markes hervorgehen oder ob sie sich erst aus den von den epithelialen Keimzellen hervorgegangenen Zellen der Mantelschicht herausdifferenziren. Es handelt sich im

letzteren Falle lediglich um eine verzögerte, etappenartige Differenzirung, die bedingt wurde durch höhere Komplikation in der morphologischen Entwicklung des Centralnervensystems, nicht aber um ein Dazwischenschieben eines »heterologen« Zellmaterials (die indifferenten Zellen der Mantelschicht nämlich), wie WEIGERT in seiner jüngst erschienenen Neurogliaarbeit (26) meine Darlegung interpretirt, »um«, wie er sagt, »zwar den ektodermalen Ursprung der Neuroglia zuzugeben, aber die Paradoxie ihrer epithelialen Natur zu vermeiden«. Es braucht uns meiner Meinung nach gar kein Kopfzerbrechen zu verursachen, dass derartige Elemente wie Neurogliazellen sich aus einem Epithel entwickeln. Jüngste Beobachtungen haben zur Genüge dargethan, dass die Epithelzellen auch bei den Wirbelthieren weit umformungs- und differenzirungsfähiger sind als man bisher angenommen; und wenn wir nicht daran zweifeln, dass die ihrer Natur nach von Epithelzellen so grundverschiedenen Ganglienzellen epithelialer Abkunft sind, warum sollte dann ein gleicher Ursprung der Neurogliazellen irgend welche Bedenken in uns wachrufen.

Dass aus einem Theil der indifferenten Elemente der Mantelschicht in der That Neurogliazellen hervorgehen, kann heut zu Tage kaum noch bezweifelt werden. Meine ersten Angaben darüber im Jahre 1894 waren bereits auf histologische Thatssachen begründet und sind seitdem durch die Untersuchungen LUGARO's (14) und POPOFF's (17) bestätigt und befestigt worden, indem es diesen Forschern gelungen ist, auch mit Hilfe der GOLGI-Methode die Entwicklung von Neurogliazellen aus Elementen der sog. superficiellen Körnerschicht des Kleinhirns (die, wie ich gezeigt habe, den Elementen der Mantelschicht genetisch und funktionell gleichwerthig sind) nachzuweisen.

Wenn nun diese Thatssachen wohl geeignet sein dürften, der Frage über Herkunft und Entwicklung der Neurogliaelemente eine befriedigende Lösung zu gewähren, so bleibt noch weiterhin zu untersuchen, ob auch die Entwicklung der Nervenzellen auf dieser neuen Basis zu einem befriedigenden Ende zu führen ist. His hat, wie bekannt, durch seine klassischen Untersuchungen die Entwicklung der Ganglienzellen aus Elementen der Mantelschicht zur Genüge dargethan, hierbei jedoch, wie unsere heutigen Kenntnisse zeigen, den Irrthum begangen, sämtliche Zellen der Mantelschicht als Vorläufer von Ganglienzellen zu betrachten und dem entsprechend

sämmtlich als Neuroblasten zu bezeichnen. Wir wissen jetzt, dass nur ein Theil dieser Elemente zu Nervenzellen sich umgestaltet, während ein anderer Theil zu Neurogliazellen wird. Wird nun die hierdurch scheinbar bedingte Beschränkung des Bildungsmaterials der Nervenzellen uns weiterhin nicht auf Schwierigkeiten stoßen lassen, um die Entwicklung so enormer Mengen von nervösen Elementen erklären zu können, wie wir sie im ausgebildeten Centralnervensystem vorfinden? Ich glaube nicht, wenn wir vor Allem die Thatsache berücksichtigen, dass ein Theil der indifferenten Zellen der Mantelschicht von einem gewissen Zeitpunkt ab wieder mehr oder minder lebhaftere Proliferationserscheinungen erkennen lässt, die zur Vermehrung dieses Bildungsmaterials der Nerven- und Neurogliazellen beinahe unbegrenzte Chancen liefern. Außerdem variirt natürlich das relative Mengenverhältnis der »Neuroblasten« und »Spongioblasten« in der Mantelschicht beträchtlich je nach den lokalen Bedürfnissen.

Die Massenentwicklung der Mantelschicht selbst nebst ihrer weiteren Differenzirung ist in den einzelnen Wirbelthierklassen und in den verschiedenen Abschnitten des Centralnervensystems beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Je höher ein Wirbelthier steht, oder je weiter sich ein Abschnitt des Centralnervensystems von den ursprünglichen primitiven Verhältnissen entfernt, um so mehr entfaltet ist die Mantelschicht im embryonalen Mark, um so später setzen weitere Differenzierungsvorgänge in ihr ein, und vice versa.

So sehen wir beispielsweise, dass im Rückenmark selbst höherer Vertebraten die Mantelzone kaum als eine geschlossene oder wenigstens doch nicht gleichmäßige Schicht das Ependymlager umgiebt, sondern in größerem Umfange sich nur im unteren lateralen Abschnitt des Medullarrohres entwickelt (Fig. 14), während sie in später voluminöseren Hirnabschnitten (z. B. im Kleinhirn) eine enorme Schicht über der Zone der Ependymkerne bildet (Fig. 17). So sehen wir ferner, dass im Rückenmark die späteren Differenzierungsvorgänge der Mantelschicht weit früher einsetzen, bereits zu einer Zeit, wo im Kleinhirn noch nichts von einer Differenzirung in dieser Schicht wahrzunehmen ist. Nach meinen Beobachtungen habe ich den Eindruck gewonnen, dass bei voluminöser Entfaltung der Mantelschicht, wie beispielsweise im Kleinhirn, die durch die Ependymschicht hindurchwandernden Abkömmlinge der Keimzellen (also die indifferenten Zellen) nach ihrer Ankunft in der Region der zukünftigen Mantelschicht eine Zeit

lang in einem indifferenten Ruhestadium verharren, bevor sie sich zu weiterer Differenzierung anschicken, während im Rückenmark oder überhaupt in primitiveren Abschnitten des Centralnervensystems die Differenzierung mehr oder weniger unmittelbar nach stattgehabter Durchwanderung einsetzt. Ja, es scheint sogar, dass im Rückenmark die Differenzierung dieser Elemente bereits auf dem Wege der peripheren Wanderung beginnen kann; hierfür sprechen meiner Meinung nach die Beobachtungen CAJAL's (5) beim Hühnerembryo und jüngst diejenigen von ATHIAS (2) bei der Froschlarve, welchen Forschern es mittels der GOLGI-Methode gelang, junge Ganglienzellen mit bereits stattlich entwickeltem Achsencylinder innerhalb der ependymalen Kernzone nachzuweisen. Auch ich habe derartige junge Ganglienzellen bei Kaninchenembryonen beobachten können, aber nur in der äußersten Zone des Ependymlayers. Ich kann jedoch in so fern mit obigen Autoren nicht übereinstimmen, als jene diese Ganglienzellen durch Umwandlung der primitiven epithelialen Elemente (also der Ependymzellen) des Medullarrohres entstehen lassen (CAJAL nennt sie *«éléments épithéliaux déplacés»*). Die häufig bipolare Form dieser jugendlichen Ganglienzellen, die CAJAL und ATHIAS zu Gunsten ihrer epithelialen Abkunft auffassen, ist mit gleicher Wahrscheinlichkeit auf die Spindelform der durchwandernden Keimzellenabkömmlinge (His' »Übergangszellen«) zurückführbar. Außerdem sprechen denn doch zu viele That-sachen dafür, dass die ursprünglichen Epithelzellen des Medullarrohres, nachdem sie die von His beobachtete Metamorphose ihres Protoplasmas durchgemacht haben, sämtlich zu Stützzellen umgewandelt werden und nicht mehr im Stande sind, so fundamental verschiedene Elemente wie Nervenzellen aus sich hervorgehen zu lassen. Zu einer derartigen Differenzierung bedarf es jugendfrischer Elemente, wie sie uns in den frischen Abkömmlingen der Keimzellen gegeben sind, und so halte ich dafür, dass auch diese Ganglienzellen innerhalb der Ependymschicht von indifferenten Zellen abzuleiten sind, die auf der Durchwanderung durch letztere begriffen sind. Es ist wohl möglich, dass bei niederen Vertebraten (Fischen und Amphibien) diese frühzeitige Differenzierung der Ganglienzellen im Rückenmark als die Regel anzusehen ist, nicht jedoch bei höheren Wirbeltieren; hier beginnt die Hauptphase der Differenzierung erst nach stattgehabter Durchwanderung der indifferenten Zellen durch das Kernlager der Ependymzellen, wie besonders die Untersuchungen von His gelehrt haben. Ich kann daher auch den Satz von RAMÓN

Y CAJAL, dass sämtliche Nervenzellen sich aus einem bipolaren Anfangsstadium entwickeln, selbst für das Rückenmark nicht unterschreiben.

Um wieder auf die Mantelschicht zurückzukommen, so kommt es bei *Petromyzon* (Fig. 12) endlich überhaupt nicht mehr zur Formation einer solchen, in so fern wenigstens, als ich unter »Mantelschicht« eine periphere Ablagerung »indifferenter« Zellen verstehe. Die Differenzirung der hier relativ wenigen Keimzellenabkömmlinge findet bereits fast ausschließlich während der Durchwanderung durch die Kernzone der Ependymzellen statt und die aus ihnen hervorgehenden Nervenzellen liegen in der Peripherie entweder zerstreut oder zu unregelmäßigen Gruppen vereinigt. Wie schon oben erwähnt, kommt es bei *Petromyzon* wahrscheinlich überhaupt nicht zur Bildung von Gliazellen, so dass in diesem Falle bei den Cyclostomen noch die His'sche Annahme, dass die »Keimzellen« ausschließlich Neuroblasten hervorgehen lassen, zu Recht bestehen würde. Auf diese Erscheinung, sowie auf die geschilderten Variationen in der Entwicklung der Mantelschicht und der Differenzirung der Keimzellenabkömmlinge, werde ich am Schluss meiner Arbeit nochmals zurückkommen.

Zunächst haben wir noch kurz zu verweilen bei den weiteren Differenzirungsprocessen in der Mantelschicht. Die Beobachtung dieser minutiösen Vorgänge ist mit einigen Schwierigkeiten verbunden; geeignetes Material, geeignete Abschnitte des Markrohres und besondere Methoden der Präparation sind erforderlich, um einen Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen. Die GOLGI-Methode allein reicht zur Lösung dieser Fragen nicht aus; denn einerseits lässt sie in den hier in Betracht kommenden frühen Entwicklungsstadien häufig gänzlich im Stich und andererseits lehrt sie uns nichts über die so charakteristischen Veränderungen in der Struktur der Zellen und speciell der Kerne. Hier können nur die besten Methoden der Fixirung und Färbung die nöthige Aufklärung geben. — Die auffälligsten Veränderungen sind zunächst gewöhnlich an den Kernen der Mantelschicht wahrzunehmen, die anfänglich durchaus gleichartig bald zwei verschiedene Typen erkennen lassen. Ein Theil der Kerne erscheint jetzt etwas größer, hell und bläschenförmig und weist in seinem Inneren meist einen einzigen scharf hervortretenden »Nucleolus« auf, während ein anderer Theil, meist von geringerer Größe, durch ein dichtes, grobkörniges Chromatingewebe charakterisirt ist. Die ersteren zeigen somit bereits jetzt sämtliche Eigenthümlich-

keiten von Nervenzellkernen und unterscheiden sich von letzteren außerdem dadurch, dass sie von einem größeren Protoplasmahof umgeben sind, der sich sehr frühzeitig an einer Seite zu einer Spitze auszieht. Diese Zellen sind die Mutterzellen der Ganglienzellen, ihr spitzer Fortsatz ist die Anlage des auswachsenden Achsencylinders, sie allein sind es, die den His'schen Neuroblasten entsprechen.

Die feineren Prozesse bei der Umwandlung der Neuroblasten in Ganglienzellen sind von His und RAMÓN Y CAJAL auf das genaueste untersucht und beschrieben worden und bedürfen an dieser Stelle keiner weiteren Berücksichtigung. Hervorheben möchte ich nur, dass ich nach meinen Beobachtungen mit His die Überzeugung gewonnen habe, dass die meisten Neuroblasten zunächst unipolar oder birnenförmig sind und dass der primitive Fortsatz derselben zum Achsencylinder wird, während der oder die Protoplasmafortsätze erst sekundär von dem stumpfen Ende der Zelle oder je nachdem von verschiedenen Punkten der Peripherie auswachsen. Ob, wie RAMÓN Y CAJAL annimmt, bei den oben beschriebenen bipolaren Neuroblasten, die schon innerhalb der Kernzone der Ependymzellen zur Differenzierung kommen, der zweite Fortsatz bereits als Ursprung des Protoplasmas anzusehen ist, oder ob er nur eine vorübergehende Erscheinung von anderer Bedeutung ist, bleibt meiner Meinung nach noch näher zu untersuchen.

Was nun weiterhin die zweite Kategorie von Kernen in der Mantelschicht anbetrifft, die sich durch ihre geringere Größe und ihr dichtes, grobkörniges Chromatingerüst auszeichnen, so erblicke ich in diesen die Kerne der Mutterzellen der Neurogliaelemente, die wir jetzt als »Spongioblasten« bezeichnen können; wobei jedoch nochmals hervorgehoben sei, dass ich, wie aus dem Vorigen hervorgeht, mit dieser Bezeichnung durchaus andere Gebilde im Sinne habe als His. Das weitere Schicksal dieser Spongioblasten ist mit den gewöhnlichen Methoden der Untersuchung sehr schwer zu verfolgen. Nur mit Mühe ist um den Kern herum ein schmaler Protoplasmastreifen nachzuweisen, von dem man hier und da unregelmäßige, zarte Fortsätze nach allen Richtungen ausgehen sieht. Bessere Resultate liefert hier die GOLGI-Methode, welche uns diese Zellen als sehr unregelmäßige, vielfach verästelte Gebilde darstellt, die mit den »Mooszellen« der Autoren homolog sind. Zu näherer Kenntnisnahme dieser Differenzierungsvorgänge, wie sie sich uns an gefärbten Präparaten präsentieren, verweise ich

auf die Abbildungen Fig. 52, 53 und 54 (Taf. XXI) meiner Kleinhirnarbeit (22).

Außer diesen Differenzirungsprodukten der Mantelschicht, den Neuroblasten und Spongioblasten, finden wir nun selbst auf einem weit vorgeschrittenen Stadium der Entwicklung, zu einer Zeit, wo wir im Kleinhirn beispielsweise bereits PURKINJE-Zellen, Körnerzellen und Gliazellen unterscheiden können, noch eine andere Art von Zellen in größerer oder geringerer Menge zwischen diesen zerstreut; nämlich Zellen, deren Kerne mehr oder weniger den ursprünglichen indifferenten Charakter der Mantelschichtelemente beibehalten haben. Diese Kerne sind relativ groß, hell und von bläschenförmiger Gestalt, ihr Chromatin ist feinkörnig und lässt keine bestimmte Anordnung erkennen, ein »Nucleolus« fehlt; von Protoplasma sind in diesen Zellen kaum Spuren nachzuweisen. Ich erblicke in diesen Zellen denn in der That primitive, nicht differenzierte Elemente der Mantelschicht, die bis in späte Embryonalperioden hinein oder vielleicht noch länger in diesem indifferenten Zustand verharren und durch die beibehaltene Fähigkeit fortgesetzter Theilung weiteres Material liefern für die definitive Entwicklung des centralen Nervensystems. Alle Kerntheilungserscheinungen, die während späterer Entwicklungsphasen im Centralnervensystem auftreten, glaube ich auf derartige Elemente zurückführen zu müssen. — Es scheint mir weiterhin die Annahme nicht ganz unwahrscheinlich, dass ein Theil dieser indifferenten Zellen vielleicht zeitlebens erhalten bleibt, und so das Bildungsmaterial liefert für Regenerationsprocesse, die nach künstlichen oder pathologischen Substanzverlusten im Centralnervensystem Platz zu greifen pflegen; doch liegen mir hierfür bislang keine positiven Beobachtungen vor. Bekanntlich findet bei derartigen reparatorischen Vorgängen im Centralnervensystem, so weit wenigstens unsere Erfahrung reicht, nur eine Neubildung von Neuroglia zur Ausfüllung von Substanzverlusten statt. Ich weiß nicht, wie sich heut zu Tage die Mehrzahl der Pathologen zu der Frage über die Entwicklung dieser Neurogliamassen stellt. So weit ich in Erfahrung bringen konnte, glaubt man an einen Wiederersatz von Seiten der Gliazellen. Ich habe, wie gesagt, über diesen Punkt bisher keine eigene Erfahrung. Sollte sich jedoch die von WEIGERT (26) von Neuem lebhaft vertheidigte Selbständigkeit der Gliazellen (d. h. ihre spätere Unabhängigkeit von den durch sie erzeugten Gliafasern) in der That bestätigen, so liegt meines Erachtens für ihre weitere

Vermehrungsfähigkeit kein Hindernis im Weg. Nie ist, so weit mir bekannt, eine Neubildung von nervösen Elementen wenigstens bei Vertebraten¹⁾ beobachtet worden. Wenn sich daher meine Annahme von der regeneratorischen Thätigkeit der indifferenten Zellen bewahrheiten sollte, so würden dieselben demnach in postembryonalen Perioden ihre Fähigkeit, sich zu Nervenzellen zu differenziren, verloren haben. Damit würde dann aber auch meiner Meinung nach jede Möglichkeit einer Neubildung von Nervenzellen im ausgebildeten Centralnervensystem abgeschnitten sein; denn eine Theilung und Vermehrung so hoch differenzirter Ganglienzellen, wie wir sie bei den Vertebraten wenigstens antreffen, halte ich für durchaus ausgeschlossen. Abgesehen davon, dass ich morphologisch so hochgradig differenzirte Zellen überhaupt nicht für fähig halte, sich weiter auf karyokinetischem Wege zu vermehren, so sprechen mir für die Nervenzelle speciell noch folgende Bedenken dagegen: Erstens ist es unmöglich, dass eine Nervenzelle während der Periode, wo die Kernsubstanzen ausschließlich für die präparatorischen Vorgänge zur Theilung in Anspruch genommen werden, ihrer specifischen physiologischen Thätigkeit vorstehen kann, wodurch die Funktion eines Neurons oder einer ganzen Kette von Neuronen ausgeschaltet werden würde; zweitens würde während dieser Vorgänge in dem Zellkörper die Ernährung der Fortsätze und speciell des Achsencylinders bedenkliche Störungen erfahren, die eventuell zu einer Degeneration des letzteren führen könnten, und drittens kann eine gleichwerthige Theilung einer Zelle meines Erachtens nur dann stattfinden, wenn der gesammte Zellkörper unter gleichartiger Vermischung seiner protoplasmatischen Bestandtheile an der Theilung participirt, und dies ist natürlich bei der Nervenzelle ausgeschlossen. — Wie endlich, wenn wirklich neue Ganglienzellen im ausgebildeten Centralnervensystem auf die eine oder andere Weise gebildet würden, sollten wir uns vorstellen, dass die auswachsenden Achsencylinder ihre bestimmten complicirten Bahnen verfolgen und den oft so unendlich weit entfernten Bestimmungsort ihrer terminalen Verästelung erreichen könnten? Wie sollten wir uns erklären, dass neugebildete,

¹⁾ Die neuerdings von ROHDE (20) beschriebene lebhafte Vermehrungsthätigkeit der Nervenzellen bei Gastropoden zeigt meiner Meinung nach in den dort gegebenen histologischen Details der Kerntheilungserscheinungen und der Bildung der neuen Zellen so ungewohnte, überraschende Dinge, dass ich auf Grund dieser Beobachtungen eine Theilung von Nervenzellen auch bei Wirbellosen noch nicht für erwiesen halte.

vielleicht weit aus einander liegende Neuronen sich durch das bereits existierende verwickelte Fasergewirr hindurch mit ihren Achsen-cylindern und Protoplasmafortsätzen zu einem typischen Neuronensystem (etwa einem Reflexsystem) vereinigen könnten? Derartige Vorgänge würden zum wenigsten außerhalb des Bereiches unseres Vorstellungsvermögens liegen. Meiner Meinung nach ist der gesammte, so unendlich complicirte Mechanismus des centralen Nervensystems der höheren Vertebraten in seinen primitivsten Grundformen bereits in frühester Embryonalperiode angelegt, zu einer Zeit, wo die morphologischen Verhältnisse des embryonalen Körpers noch relativ einfache sind, wo die einzelnen Organanlagen in enger nachbarschaftlicher Beziehung zu einander liegen, wo die gegenseitige mechanische Beeinflussung noch leicht ist, wo alle weiteren Entwicklungsprocesse in bestimmte, unabänderliche Bahnen gleichsam hineingedrängt werden. His und andere Forscher haben uns gelehrt, wie in diesen Perioden der Entwicklung beispielsweise der Weg für die aus dem Markrohr auswachsenden Nervenfasern einerseits durch innere Strukturverhältnisse (Neurogliagerüst) des Markes und andererseits durch die Lagebeziehung benachbarter Organe sichtbar vorgeschrieben ist. Die eingeschlagene Bahn erscheint als die Resultante einer von der Nervenzelle ausgehenden, bestimmt gerichteten Triebkraft und der mechanischen Widerstände seitens der Umgebung; der Nerv verfolgt den Weg des geringsten Widerstandes. Ist nun auf diese Weise bereits in frühester Entwicklungsperiode das nervöse System in seiner primitivsten Form, d. h. die Verbindung der motorischen Nervenzellen mit den Myotomen, diejenige der Spinalganglienzellen mit dem Centralorgan einerseits und der Peripherie andererseits und die Verknüpfung von Binnenzellen (Axoneuren) zu den ersten Neuronensystemen angelegt worden, dann kann mit fortschreitendem Wachsthum und fortschreitender Differenzirung des embryonalen Körpers auch die weitere Entwicklung des nervösen Systems und speciell der nervösen Leitungsbahnen auf den ursprünglich festgelegten Wegen gleichen Schritt halten und sekundär den jeweilig gegebenen neuen Bedingungen entsprechend sich ins Unendliche hinein compliciren.

Eine derartige Vorstellung von den hier in Betracht kommenden Entwicklungsprocessen dürfte wohl das Zustandekommen einer so hochcomplicirten Struktur, wie wir sie im Centralnervensystem antreffen, einigermaßen verständlich erscheinen lassen, auf der anderen Seite jedoch scheint sie mir zu beweisen, dass im ausgebildeten

Centralnervensystem eine Neubildung von Neuronen, die sich dem bestehenden Mechanismus anpassen und funktionell in denselben eingreifen könnten, so gut wie ausgeschlossen ist.

Demnach scheint mir also Überlegung sowohl als Erfahrung dafür zu sprechen, dass eine Vermehrung von nervösen Elementen im ausgebildeten Centralnervensystem nicht mehr stattfindet. Die im postembryonalen Leben fortschreitende Entwicklung nervöser Funktionen, geistiger Thätigkeit und menschlicher Intelligenz können daher nur zurückgeführt werden auf Größenzunahme der vorhandenen Nervenzellen, Ausbreitung und zunehmende Ramifikation der Protoplasmafortsätze, Neubildung von Collateralen oder Endverästelungen der Achseneylinder und die hierdurch bedingte Zunahme nervöser Masse und nervöser Energie sowie einer erhöhten Mannigfaltigkeit der Übertragung und Verknüpfung nervöser Impulse.

Nach diesen Betrachtungen sei es mir am Schluss noch gestattet, die im Vorigen gewonnenen Resultate in Betreff der Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem von einem etwas anderen Gesichtspunkte aus ins Auge zu fassen, nämlich zu versuchen, die beobachteten Modifikationen und Komplikationen dieser Prozesse aus einander abzuleiten, sie in ein natürliches progressives System einzuordnen und nach den Ursachen zu suchen, wodurch sie bedingt sein konnten, oder mit anderen Worten, die Principien aufzufinden, welche die phylogenetisch fortschreitende Differenzierung nervöser Substanz beherrschten. — Zu diesem Zwecke haben wir zunächst zurückzugehen zu den Urfängen nervöser Elemente bei den Wirbellosen. Als solche sind bereits die sog. Sinneszellen im Ektoderm der niedersten Metazoen anzusehen, d. h. Zellen, die in der Reihe der übrigen Ektodermzellen liegend durch specielle Differenzierung besonders befähigt worden sind, äußere physikalische und chemische Reize aufzunehmen, durch ihren Protoplasmaleib hindurch centripetal fortzupflanzen und durch unmittelbaren Kontakt auf darunterliegende Elemente von etwa kontraktile Natur zu übertragen und solchergestalt in eine Arbeitsleistung, also in diesem Falle in eine Kontraktion, umzusetzen. (Noch primitivere Verhältnisse haben wir vielleicht in den sogenannten Neuromuskelzellen einzelner Cölenteraten zu suchen, wo das periphere Ende der Zelle den receptiven, das centrale Ende den kontraktilen Abschnitt bildet.) Derartige Zellen jedoch, obgleich sie zweifellos zu den nervösen

Elementen gezählt werden müssen, können wir noch nicht als eigentliche Ganglienzellen betrachten, da zu dem Begriffe »Ganglienzellen« nach unseren heutigen Erfahrungen vor Allem das Vorhandensein eines Achsencylinders gehört. Ganglienähnliche Zellen sind meines Wissens bereits im Ektoderm der Cölenteraten beschrieben. Ob es sich hier aber wirklich um Ganglienzellen handelt, habe ich aus der Litteratur mit Sicherheit nicht feststellen können. Den ersten positiven Beweis von der Existenz primitiver Nervenzellen im Ektoderm der Avertebraten hat, so weit mir bekannt, LENHOSSÉK (12) erbracht durch die Darstellung derartiger Elemente in der Haut des Regenwurms mittels der GOLGI-Methode. Die hier vorliegenden Verhältnisse mögen uns zum Ausgangspunkt für unsere weiteren Betrachtungen dienen. Die beistehende Fig. 10 ist eine stark schematisirte Wiedergabe der LENHOSSÉK'schen Abbildung. Sie stellt einen Schnitt durch die Oberhaut des Regenwurms dar und zeigt uns eine einfache Reihe cylindrischer Epithelzellen, zwischen denen in unregelmäßigen Abständen die schwarz gezeichneten Ganglienzellen zerstreut liegen, von welchen wir je einen Achsencylinder in das Innere des Körpers abtreten sehen. Wir stehen hier also vor der interessanten und bedeutungsvollen Thatsache, dass bereits die Epithelzellen des indifferenten, die Körperoberfläche überziehenden Ektoderms die Fähigkeit besitzen, sich theilweise zu Nervenzellen zu differenziren, während ein anderer Theil unter Beibehaltung seines epithelialen Charakters die Rolle von Stützelementen übernimmt. Es ist sehr wohl möglich, dass ein derartiges primitives, oberflächliches Nervensystem auch bei niederen Wirbellosen vorkommt und hier vielleicht den ausschließlichen nervösen Apparat darstellt. Bei *Lumbricus* ist bekanntlich außer diesem superficialen nervösen System noch ein zweiter im Inneren des Körpers gelegener nervöser Apparat vorhanden, der aus bestimmt gruppirten Ganglienknoten zusammengesetzt erscheint. Das erstere System stellt hier den sensiblen oder reizuleitenden Theil, das zweite den reizumsetzenden oder motorischen Theil eines höher organisirten nervösen Gesamtapparates dar.

Fig. 10.



Schnitt durch die nervöse Oberhaut eines Regenwurms. — Stark schematisirt nach einer Abbildung von LENHOSSÉK.

Die dieser physiologischen Komplikation vorausgegangene morphogenetische Komplikation nimmt hierbei unser Hauptinteresse in

Anspruch. Es handelt sich hier um die ersten Anfänge der Verlegung des nervösen Apparates unter die Körperoberfläche. Der primitivste Modus eines dahinzielenden Processes bei den Wirbellosen besteht, so weit mir bekannt, in einer Abspaltung, »Delamination«, der tiefsten Schichten des Ektoderms, deren Elemente sich zu Nervenzellen differenzieren und, so fern es sich um die Anlage des ganglionären Systems¹⁾ handelt, sich zu bestimmten Gruppen zusammenordnen. Bei anderen Wirbellosen, beispielsweise bei den Tunicaten, legt sich das Gangliensystem bereits in Folge einer progressiveren Thätigkeit des Ektoderms an, indem es aus einer circumscripiten Wucherung desselben hervorgeht; ja bei den Gasteropoden kommt es zum Zweck der Ganglienformation zuweilen selbst zu einer Einstülpung und darauf folgender Abschnürung des eingestülpften Abschnittes. —

Hiermit, sowie mit dem bei höheren Wirbellosen sich ausbildenden Bilateralismus und der größeren Centralisirung und Vereinigung des nervösen Apparates in symmetrische, der Längsachse parallel verlaufende Stränge sind bereits Verhältnisse gegeben, die uns jenen Erscheinungen, welche zur Entwicklung des centralisirten, axialen Nervensystems der Wirbelthiere führen, einen Schritt näher bringen. Es liegt an dieser Stelle nicht in meiner Absicht, auf Grund dieser Thatsachen eine morphologische Analogisirung zwischen dem Rückenmark der Vertebraten und dem Centralnervensystem der Wirbellosen, etwa dem Bauchstrang der Anneliden zu versuchen. Derartige Fragen, so wichtig sie von phylogenetischem Standpunkte aus sind, kommen für unsere speciellen Zwecke weniger in Betracht. Wir haben die morphologischen Veränderungen in der Gestaltung des nervösen Apparates in der aufsteigenden Thierreihe nur von dem Gesichtspunkte aus zu berücksichtigen, als sie einen wesentlichen Einfluss auf den Modus der histologischen Differenzirung auszuüben vermögen.

Es entsteht nun zunächst die Frage, ob sich wirklich Thatsachen auffinden lassen, die eine unmittelbare Ableitung des Evolutionsmodus der nervösen Elemente der Wirbelthiere, von dem, welchen wir bei den Wirbellosen kennen gelernt haben, ermöglichen? Ich glaube ja! Das Rückenmark von *Amphioxus* liefert uns hierfür

¹⁾ Die in letzter Zeit mehrfach beschriebenen subcutanen Gangliengeflechte bei Arthropoden, Würmern etc. sind zweifellos ebenfalls durch Delamination entstanden zu denken.

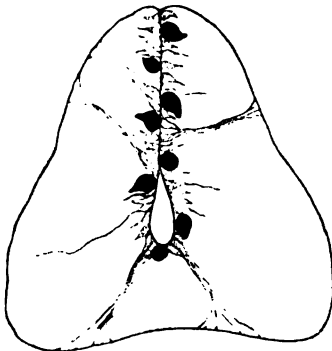
direkte Anknüpfungspunkte. Zunächst finden wir hier das schon bei Wirbellosen entwickelte Princip der Verlegung des nervösen Apparates unter die Körperoberfläche weiter durchgeführt und gleichzeitig damit verbunden die Vereinigung desselben zu einem einheitlichen dorso-medianen, vom Kopfe zum Schwanze verlaufenden Organe, womit eins der wichtigsten Characteristica der Vertebraten geschaffen ist. Der wesentlichste Unterschied in der Mechanik der Versenkung des Nervensystems bei Wirbelthieren einerseits und Wirbellosen andererseits besteht nun darin, dass dieselbe bei ersteren nicht mehr durch »Delamination« oder durch Wucherung der unteren Schichten des Ektoderms stattfindet, sondern durch direkte Verlegung einer dorso-medianen Platte des noch völlig indifferenten Ektoderms unter das Niveau der Körperoberfläche, was bei *Amphioxus* durch eigenartige Zellverschiebung, bei den höheren Vertebraten durch einen mehr oder weniger ausgesprochenen Faltungsprocess mit nachfolgender Abschnürung erreicht wird. Das die Oberfläche des Körpers bekleidende Ektoderm hat hiermit jetzt (mit einigen später zu erwähnenden Ausnahmen) die Fähigkeit verloren, Nervenzellen aus sich hervorgehen zu lassen; diese Eigenschaft erscheint jetzt mehr oder weniger beschränkt auf denjenigen Abschnitt, der durch den oben erwähnten Verlagerungsprocess zur Anlage des centralen Nervensystems bestimmt ist. Hier beginnt denn in der That die Differenzirung von Nervenzellen sehr bald nach erfolgtem Abschluss des Medullarrohres, während gleichzeitig ein anderer Theil der Epithelzellen den Charakter von Stützzellen annimmt. Ein Querschnitt durch das Rückenmark eines *Amphioxus* zeigt uns, wie die beistehende Abbildung (Fig. 11)¹⁾ lehrt, Verhältnisse, die in Bezug auf diese Differenzirungen eine überraschende Ähnlichkeit mit jenem primitiven Zustande in der nervösen Oberhaut des Regenwurms (Fig. 10) erkennen lassen. Wir brauchten uns die Haut des Regenwurms nur in eine tiefe Falte eingestülpt zu denken, um im Wesentlichen ein durchaus gleiches Bild wie in Fig. 11 zu erhalten. Hier wie da finden wir ein einschichtiges Lager von Zellen vor, das aus epithelialen Elementen

¹⁾ In den Figuren 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 sind die verschiedenen cellulären Komponenten durch folgende Zeichen dargestellt:

- | | |
|------------------------|------------------------------------|
| ① Ependymzellen. | ⊙ Gliazellen. |
| ② Keimzellen. | ⊗ Mitosen der indifferenten Zellen |
| ○ Indifferente Zellen. | (Keimzellen zweiter Ordnung). |
| ● Nervenzellen. | |

und zwischen diesen eingeschlossenen Ganglienzellen, die sich aus ersteren herausdifferenzirt haben, besteht. Die epithelialen Elemente spielen hierbei (wenn auch in der Haut des Regenwurms nicht ausschließlich) die Rolle von Stützelementen und haben sich zu diesem Zwecke bei *Amphioxus* bereits höher differenzirt, indem sie durch Aussenden langer Fortsätze der voluminöseren Entfaltung des nervösen Apparates bei letzterem sich angepasst haben. Was die Ganglienzellen anbelangt, so möchte ich als

Fig. 11.



Querschnitt durch das Rückenmark von *Amphioxus*. — Schematisirt nach einer Abbildung von RÖDER.

für unsere weiteren Betrachtungen besonders wesentlich hervorheben, dass dieselben bei *Amphioxus* wahrscheinlich noch durch unmittelbare Metamorphose aus den primitiven Epithelzellen hervorgehen und dass die meisten derselben zeitlebens ihre ursprüngliche Lage zwischen diesen, in nächster Nachbarschaft des centralen Spaltraums des Rückenmarks beibehalten. Diese Thatsachen enthalten unter Anderem den Beweis, dass die embryonalen Epithelzellen der Markanlage das primitive Bil-

dungsmaterial sowohl für Ependym- als Nervenzellen repräsentiren, und dass daher zwischen diesen Elementen kein genetischer Gegensatz existiren kann. — Die Ganglienzellen im Rückenmark des *Amphioxus* sind, wie RETZIUS (19) zuerst gezeigt hat, theils sensibler, theils motorischer Natur, und unterscheidet sich durch diese Vereinigung principiell verschiedener nervöser Elemente in einem einheitlichen Organ das Rückenmark von *Amphioxus* sehr wesentlich sowohl von dem aller übrigen Vertebraten als auch von dem nervösen Apparat vieler Wirbellosen, wie wir ihn beispielsweise bei *Lumbricus* entwickelt sehen. Bei beiden finden wir das sensible System von dem motorischen mehr oder weniger scharf gesondert und zwar bei ersteren in den Spinalganglien lokalisiert, bei letzteren über die Körperoberfläche verbreitet. Diese Wiedervereinigung der nervösen Elemente, die, wenn wir die bei niederen Organismen bereits bestehende Trennung als eine höhere Differenzierungsstufe betrachten, paradox erscheinen könnte, ist meines Erachtens nur als eine durch die morphologische Umgestaltung zu einem axialen, centralisirten Nervensystem bedingte Übergangsform anzusehen, welche besonders

geeignet erscheint, um eine abermalige, zu höherer Differenzirung organisirte Trennung beider Systeme, wie wir sie in der Scheidung in ein axiales und ganglionäres Nervensystem bei höheren Vertebraten durchgeführt sehen, zu ermöglichen.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass bei allen Vertebraten, bei denen es zur Bildung von Spinalganglien kommt (also von Petromyzon an aufwärts), das hierzu bestimmte Zellmaterial anfänglich mehr oder weniger mit in die obere Schlusspalte des Medullarrohres hineinbezogen wird und somit zunächst als ein Theil der Markanlage erscheint. Da es nun wahrscheinlich ist, dass die sensiblen Nervenzellen bei Amphioxus vornehmlich den dorsalen Theil des Rückenmarkes einnehmen, so ist die Annahme berechtigt, dass dieselben den Zellen der sog. Ganglienleiste höherer Vertebraten homolog sind und dass ihre dauernde Lagerung im Rückenmark einem vorübergehenden früheren Embryonalstadium der übrigen Wirbelthiere entspricht.

Was nun die Elemente dieser Ganglienleiste der höheren Vertebraten anbetrifft, so ist bemerkenswerth, dass sie bereits noch während ihrer Lagerung im dorsalen Schlussspalt des Medullarrohres keinen ausgesprochenen epithelialen Charakter mehr erkennen lassen, sondern eine rundliche Form und ein lockeres Gefüge angenommen haben; auch in Mitose begriffene Zellen sind unter ihnen anzutreffen, die den im Medullarrohr auftretenden »Keimzellen« durchaus gleichen. Die spätere Differenzirung der aus den Elementen der Ganglienleiste hervorgehenden Nervenzellen findet also nicht mehr durch direkte Metamorphose der Epithelzellen statt, wie in der Haut des Regenwurms und wahrscheinlich auch noch im Rückenmark des Amphioxus, sondern aus einer Zwischengeneration von Übergangszellen heraus in ganz ähnlicher Weise, wie wir es im Rückenmark höherer Vertebraten beobachtet haben. Ich vermute, dass diese Modifikation in der Differenzirung der Nervenzellen bedingt ist durch den Ortswechsel, dem sich die Mutterzellen der nervösen Elemente zu unterziehen haben, um zu ihrem Bestimmungsorte (Spinalganglien oder Mantelzone) zu gelangen. Zu diesem Zwecke war die Schaffung geeigneter, wanderungsfähiger und vielleicht mit amöboider Beweglichkeit ausgestatteter Übergangszellen eine nothwendige Forderung.

Die eigentliche Differenzirung der Elemente der Ganglienleiste zu Nervenzellen findet erst nach stattgehabter Auswanderung aus dem Medullarrohr und ihrer Vereinigung zu der Anlage der Ganglien-

knoten statt. Bei der Entwicklung dieser Ganglien ist nun noch einer histogenetisch höchst interessanten Thatsache zu gedenken, die, so viel ich weiß, zuerst von VAN WJHE (27) beobachtet und später von v. KUPFFER (11) bei *Petromyzon* genauer beschrieben worden ist, dass nämlich am Aufbau gewisser Kopfganglien sich umschriebene Bezirke des benachbarten indifferenten Ektoderms betheiligen. Dieser Process wird eingeleitet durch eine dem Ganglion entgegenwachsende Verdickung des Ektoderms, die sich alsdann mit dem Ganglion vereinigt und schließlich von ihrem Mutterboden abschnürt. Auf diese Weise werden unmittelbare Abkömmlinge des Ektoderms dem Ganglion einverleibt und es liegt die Annahme nahe, dass diese Abkömmlinge gleichfalls zur Bildung nervöser Elemente in den betreffenden Ganglien Verwendung finden. Positive Beobachtungen liegen, so weit mir bekannt, bis heute über einen derartigen Vorgang nicht vor; sollten jedoch spätere Untersuchungen diese Annahme bestätigen, so wäre damit der Beweis erbracht, dass auch außerhalb der Markanlage gelegene Abschnitte des oberflächlichen Ektoderms noch bei höheren Wirbelthieren im Stande sind, nervöse Elemente zu differenzieren und zwar nach einem Typus, den wir bei der Ganglienentwicklung der Wirbellosen als den gewöhnlichen kennen gelernt haben. — Bekanntlich wird diese vorübergehende Vereinigung gewisser Kopfganglien mit dem Ektoderm als die rudimentäre Anlage ancestraler Sinnesorgane (Segmentalorgane) betrachtet und es ist festgestellt, dass das Geruchs- und Gehörorgan der höheren Wirbelthiere sich aus solchen Segmentalorganen heraus entwickelt haben. Während die Ohranlage sich durch Abschnürung vollständig von ihrem Mutterboden emancipirt und in der Folge complicirtere Entwicklungsphasen durchläuft, bewahrt das Geruchsorgan zeitlebens und in seiner höchsten phylogenetischen Ausbildung den primitiven Charakter eines peripheren Sinnesorgans und ist somit als eins der ältesten Sinnesorgane in der Entwicklung der Thierreihe aufzufassen. Die Sinneszellen sind hier durch echte Ganglienzellen repräsentirt, wie nunmehr durch die schönen Untersuchungen DISSE's (6) definitiv festgestellt ist; und zwar liegt der Körper derselben zwischen das oberflächliche Epithel der Riechschleimhaut eingeschaltet, während der Achsen-cylinder sich centralwärts wendet. Es liegen also hier in der That Verhältnisse vor, die sich unmittelbar in Vergleich bringen lassen mit jenem primitivsten nervösen Hautapparat, den wir bei *Lumbricus* (Fig. 10) kennen gelernt haben. DISSE hat nun ferner nachgewiesen,

dass auch diese »Sinnesnervenzellen« in der Riechschleimhaut der Vögel aus keimzellenartigen Elementen hervorgehen, die nahe der Oberfläche des Epithels liegen. Wenn sich dies bestätigen sollte, so würde diese Thatsache in so fern von großem Interesse sein, als daraus hervorginge, dass bereits in so primitiven nervösen Organen die Bildung der Nervenzellen nach einem gleichen Modus stattfindet, wie wir sie in der Wand des Medullarrohres kennen gelernt haben. Ob dieser Entwicklungsmodus auch für die Sinnesnervenzellen der Wirbellosen, beispielsweise von *Lumbricus*, zur Verwendung kommt, bedarf noch besonderer Untersuchung. Vorläufig möchte ich noch daran festhalten, dass bei niederen Thieren die Bildung oberflächlicher Nervenzellen noch durch direkte Metamorphose von Epithelzellen stattfindet, und dass wir die Entstehung von Nervenzellen aus den Abkömmlingen von »Keimzellen« als einen höheren, cänogenetischen Entwicklungsprocess zu betrachten haben.

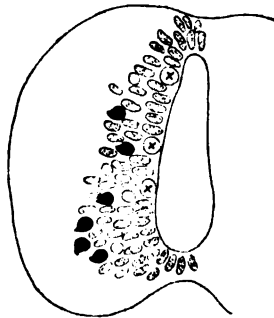
Kehren wir nun zurück zum Rückenmark des *Amphioxus* und versuchen, ob sich die von den hier so einfach liegenden histogenetischen Verhältnissen aus mehr und mehr complicirenden Differenzirungsvorgänge im Rückenmark der übrigen Wirbelthiere aus einander ableiten lassen und ob causale Momente für diese Modifikationen aufzufinden sind. Wie wir uns erinnern, fanden wir bei *Amphioxus* (Fig. 11) nur eine einfache Reihe von Ependymzellen den Centralkanal umgebend und zwischen ihnen zerstreut, ebenfalls eine einzige Lage bildend, die Ganglienzellen der *Membrana limitans interna* meist unmittelbar anliegend. Wir sahen ferner, wie unter diesen primitiven Verhältnissen die Nervenzellen gleich denen in der Haut des Regenwurms sich direkt aus den Epithelzellen herausdifferenziren konnten und wie der andere Theil der Epithelien nach Umwandlung in Ependymzellen genügte, um den definitiven Stützapparat des Rückenmarks zu bilden. Die hier vorliegenden Differenzirungsvorgänge lassen sich am übersichtlichsten durch ein in Fig. 15 gegebenes Schema darstellen, in welchem die in horizontaler Reihe stehenden quadratischen Felder die primitiven Epithelzellen des Medullarrohres repräsentiren, während die darunterliegenden mit ihnen durch perpendikuläre Linien verbundenen Kreisfiguren ihre direkten Umwandlungsprodukte, Ganglienzellen (schwarz), Ependymzellen (punktirt), bedeuten. — Gleich bei dem nächst höheren Wirbelthiere jedoch, bei *Petromyzon*, und noch mehr bei den sich daran schließenden höheren Fischen, sehen wir die histogenetischen Processe bereits complicirtere Form annehmen. Zunächst fällt uns in früher

Embryonalperiode eine bedeutende Vermehrung der epithelialen, oder besser gesagt, ependymalen Elemente (denn die Umwandlung der Epithelzellen in letztere findet unmittelbar nach Schluss des Medullarrohres statt) auf, die besonders kenntlich ist an den mehrfachen Reihen oblonger Kerne, welche in radiärer Anordnung den Centralkanal umgeben (Fig. 12). Hand in Hand mit dieser Vermehrung der Ependymzellen hat natürlicher Weise eine gesteigerte Proliferationsthätigkeit derselben zu gehen, und Zeichen dafür bieten die karyokinetischen Figuren, welche wir in nicht unbeträchtlicher Zahl an der Membrana limitans interna antreffen. Die neugebildeten Elemente wandeln sich sofort in Ependymzellen um, indem sie mit einem peripheren Fortsatz die Oberfläche des Rückenmarks erreichen und mit einem centralen sich mit der Membrana limitans interna vereinigen. Solchergestalt wird der voluminöseren Entfaltung des Rückenmarks entsprechend ein complicirtes, radiär angeordnetes Stützgerüst gebildet. Woher nun aber stammen die Ganglienzellen, wenn die primitiven Epithelzellen und deren früheste Theilungsprodukte zur Bildung der ependymalen Elemente aufgebraucht werden? Auch die Ganglienzellen sind genetisch in letzter Instanz auf die primitiven Epithelien des Medullarrohres zurückzuführen, wenngleich es sich nicht mehr um eine direkte Metamorphose wie bei Amphioxus handelt; sie sind vielmehr Differenzirungsprodukte der Abkömmlinge gewisser proliferirender Epithelzellen an der Membrana limitans interna, die sich nicht mehr in typische Epithelzellen (Ependymzellen) umwandeln, sondern zunächst eine indifferente rundliche Form annehmen gleich jenen, die wir in der Ganglienleiste angetroffen haben. Aus diesen »Übergangszellen« gehen erst sekundär die Ganglienzellen hervor. Es wird auch hier zweckmäßig sein, diese sich mehr und mehr complicirenden Processe an der Hand eines genealogischen Schemas zu erläutern. In Abbildung 16 sehen wir wiederum die primitiven Epithelzellen durch eine Horizontalreihe quadratischer Felder dargestellt; die Metamorphose dieser ältesten Elemente des Medullarrohres zu Ependymzellen ist repräsentirt durch die darunterliegende horizontale Reihe punktirter Kreisfiguren, deren direkte Abstammungen von obigen durch je eine perpendikuläre Verbindungslinie angedeutet ist. Diese Ependymzellen haben nun, wie ich im ersten Abschnitt dieser Abhandlung gezeigt habe, ihre weitere Proliferationsfähigkeit mit aller Wahrscheinlichkeit verloren; der weitere Zuwachs an ependymalen Elementen wird geliefert von einem Theil der primitiven Epithelzellen, die nicht jener frühzeitigen Metamor-

phose verfallen sind, sondern durch eine Reihe von Tochterzellen hindurch ihre Theilungsfähigkeit bis auf unbestimmte Zeit hinaus bewahrt haben. Diese Kategorie von Epithelzellen ist in unserem Schema in der obersten Reihe durch das am weitesten rechts gelegene Quadrat (M) repräsentirt und ihre Abkömmlinge durch die sich nach unten anschließende perpendikuläre Linie nebst ihren Nebenzweigen. Die zunächst mit M verbundene Kreisfigur K , die durch ein Kreuz ausgezeichnet ist, zeigt uns Zelle M in Theilung begriffen und darunter, mit ihr durch divergirende Linien vereinigt, ihre Tochterzellen E' und K' , von denen E' sich sofort in eine Ependymzelle verwandelt, während K' sich durch ein indifferentes Stadium hindurch zu einer zweiten Theilung anschickt und zwar mit demselben Erfolg, indem wiederum aus einer Tochterzelle eine Ependymzelle (E^2) hervorgeht und die andere (K^2) der weiteren Propagation erhalten bleibt. Dieser Process nun wiederholt sich eine gewisse Zeit hindurch in gleicher Weise, bis von einem bestimmten Moment ab (der histologisch in vielen Fällen erkennbar ist) aus dem einen Tochterelemente der proliferirenden Zellen (K^{3-4}) nicht mehr (oder doch nicht ausschließlich) Ependymzellen, sondern eigenartige Übergangszellen (U^{1-2}) von indifferenter Form hervorgehen, die sich weiterhin in »Neuroblasten« (N^{1-2}) verwandeln und so den nervösen Elementen des Cyclostomen-Rückenmarks den Ursprung geben. Somit also sind auch bei den Cyclostomen die Ganglienzellen ebenso wie die Ependymzellen auf epithelialen Ursprung zurückzuführen.

In Fig. 12, die einen schematischen Durchschnitt durch das sich entwickelnde Petromyzon-Rückenmark darstellt, finden wir die verschiedenen Elemente des Schemas Fig. 16 in ihrer natürlichen Gruppierung eingezeichnet. Wir finden die proliferirenden Zellen (K) entlang der Membrana limitans interna angeordnet und erkennen in ihnen die His'schen Keimzellen, die bei Petromyzon zuerst in Erscheinung treten und bestimmt sind, bei der fortschreitenden Entwicklung des Medullarrohres in der Reihe der Vertebraten eine hervorragende Rolle zu spielen. Wir sehen ferner die Ganglienzellen

Fig. 12.



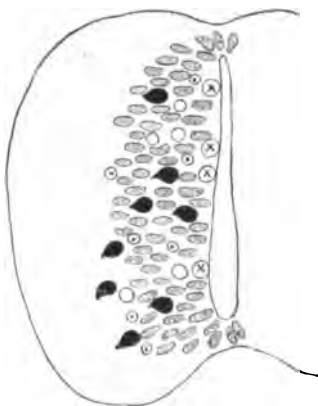
Schematische Darstellung der cellulären Differenzierung im Rückenmark der Cyclostomen.

aus der ventriculären Zellreihe herausrücken und eine periphere Wanderung einschlagen. Wir sehen dieselben erst in Erscheinung treten, nachdem der größte Theil des Ependymgerüsts in seiner Anlage vollendet ist. Es gewinnt so den Anschein, als ob wir es in der frühzeitigen und mehr und mehr zunehmenden Entwicklung der ependymalen Elemente mit präparatorischen Differenzierungsprocessen zu thun haben, die darauf hinzielen, eine grundlegende und organisirende Basis für die spätere Entwicklung, Wanderung und definitive Lagerung der nervösen Elemente zu bilden. — Es ist wahrscheinlich, dass bei den Cyclostomen noch mit dem ersten Auftreten der Ganglienzellen die Entwicklung der Stützelemente ihren Abschluss findet und dass somit die »Neuroglia« des erwachsenen Rückenmarks ausschließlich durch Ependymzellen und deren Umwandlungsprodukte repräsentirt ist.

Diese bei Cyclostomen geschilderten Verhältnisse liefern nun wiederum eine Grundlage für weitere Differenzierungsmodifikationen, die zu dem noch complicirteren Aufbau des Markes der höheren Vertebraten führen. Bedingt wird diese fortschreitende Differenzirung zunächst durch das auftretende Bedürfnis der Vermehrung von Stützsubstanz als eine natürliche Folge der allmählichen Volumzunahme und complicirteren Zusammensetzung des Centralnervensystems. Bei Verfolgung dieser Processe wird die Benutzung und Fortführung des genealogischen Schemas (Fig. 16) zweckmäßig sein. Wir sahen bisher, dass bei den Cyclostomen die letzten Abkömmlinge der Keimzellen (K^{3-4}) gewisse Übergangszellen (U^{1-2}) darstellen, die sich durch weitere Metamorphose in Nervenzellen (N^{1-2}) umwandeln. Es ist nicht ausgeschlossen, dass dieser Differenzirungsprocess auch in der Ontogenie höherer Vertebraten noch eine vorübergehende Rolle spielt; wesentlich jedoch ist, dass aus diesem Zustande sich ein histogenetisch höher stehender herausentwickelt, indem die späteren Generationen der »Keimzellen« (Fig. 16 K^5 , K^6) »indifferente Zellen« (J) aus sich hervorgehen lassen, die, mit höheren Differenzirungspotenzen ausgestattet, befähigt sind, sich entweder zu Nervenzellen (N) oder Gliazellen (G) zu differenziren. Hiermit ist eine neue Quelle zur Lieferung weiterer Stützelemente geschaffen, die, wenngleich sie sich morphologisch von den phylogenetisch älteren Umwandlungsprodukten der Ependymzellen vielleicht nicht unterscheiden, doch in einen gewissen genetischen Gegensatz zu letzteren zu setzen sind; es handelt sich thatsächlich um eine Cäno-genese von Stützsubstanz. — Die »indifferenten Zellen« besitzen die

Fähigkeit der Ortsveränderung und können sich dem zufolge auf den durch das primäre Ependymgerüst vorgezeichneten Bahnen durch das embryonale Mark verbreiten. Hierdurch ist die Möglichkeit einer unendlichen, aber von bestimmter Gesetzmäßigkeit beherrschten Komplexierung für den weiteren Ausbau des Centralnervensystems gegeben. Die Differenzierung dieser Elemente zu Nerven- oder Gliazellen setzt ursprünglich bereits sehr früh ein, d. h. noch während ihrer Durchwanderung durch die ependymale Kernzone oder doch unmittelbar nach Erreichung ihres vorläufigen peripheren Bestimmungsortes. Je weiter jedoch die phylogenetische Entwicklung vorschreitet, um so mehr wird die Differenzierung derselben verzögert und es kommt, wie wir gesehen haben, auf diese Weise bei den höchsten Vertebraten zur Ausbildung der Mantelschicht, die, jenseits der ependymalen Kernzone gelegen, sich aus noch indifferenten Zellen zusammensetzt. Das ursprünglichere Verhalten scheint mir noch bei Amphibien vorzuherrschen, in so fern als der größte Theil der indifferenten Zellen bereits innerhalb der ependymalen Kernzone der Differenzierung unterliegt und es nicht immer zur Entwicklung einer eigentlichen Mantelschicht kommt. Das diesen Verhältnissen entnommene Schema Fig. 13 bildet solchergestalt ein willkommenes Bindeglied zwischen Cyclostomen und höheren Vertebraten. Wir bemerken hier der Membrana limitans interna anliegend wiederum die Keimzellen; die oblongen Kerne der Ependymzellen bilden ein beträchtliches Lager und zwischen ihnen zerstreut finden sich die Abkömmlinge der Keimzellen; nämlich indifferente Zellen (○) oder deren Differenzierungsprodukte, Gliazellen (◐) und Nervenzellen (●). Zur Bildung einer eigentlichen Mantelschicht, d. h. zur Ablagerung einer außerhalb der ependymalen Kernschicht gelegenen Zone indifferenten Zellen, kommt es hier nicht, indem die Umwandlung der letzteren in ihre Endprodukte sich meist schon früher vollzogen hat. Es ist, wie früher erwähnt, nicht unwahrscheinlich, dass im Rückenmark selbst der höchsten Vertebraten einige indifferente Zellen nach diesem an-

Fig. 13.

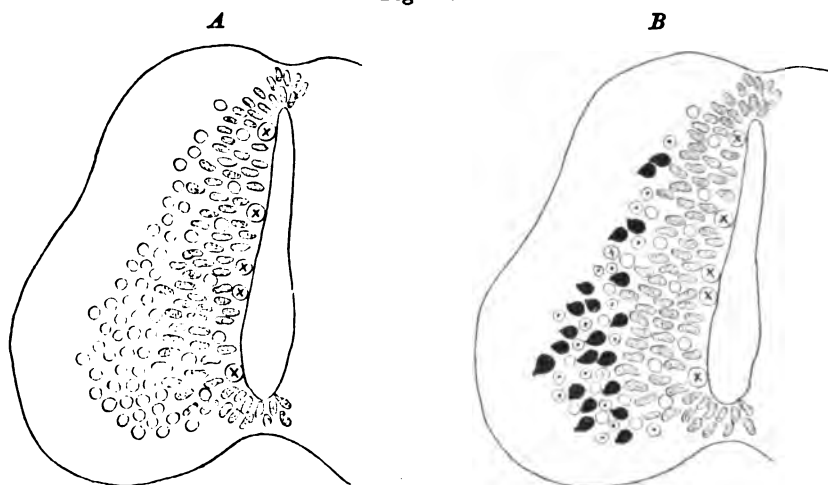


Schematische Darstellung der cellulären Differenzierung im Rückenmark höherer Vertebraten (I. Stufe).

cestralen« Modus noch innerhalb der ependymalen Kernzone zur Differenzierung kommen, die bei Weitem überwiegende Mehrzahl jedoch wandert in indifferentem Zustand zwischen den Ependymkernen hindurch und gruppirt sich außerhalb der letzteren zu der mehr oder minder entwickelten Mantelschicht. Erst hier beginnt alsdann früher oder später die definitive Differenzierung dieser Elemente in Nerven- und Gliazellen.

Diesen Modus der histogenetischen Entwicklung, der den Typus für die höchsten Vertebraten (Reptilien, Vögel und Säuger) repräsentirt, finden wir dargestellt in der schematischen Abbildung Fig. 14

Fig. 14.



A und B. Schematische Darstellung der cellulären Differenzierung im Rückenmark höherer Vertebraten (II. Stufe). — Entwicklung der Mantelschicht.

A und B, von denen A die erste Entwicklungsstufe zeigt, d. h. die Durchwanderung der indifferenten Keimzellenabkömmlinge (○) durch die ependymale Kernzone und die daraus resultirende Bildung der Mantelschicht, und B die in letzterer sich abspielenden Differenzierungsprocesse. In unserem genealogischen Schema (Fig. 16) finden wir das hier geschilderte fortschreitende Differenzierungsprincip dargestellt durch die Abkömmlinge (J^1 und 2) der Keimzellen K^5 und K^6 ; sie repräsentiren die Generation der »indifferenten Zellen«, die sich von den früheren (ontogenetisch oder phylogenetisch) Keimzellenabkömmlingen (E^{1-3} und U^{1-2}) durch eine höhere Differenzierungsfähigkeit auszeichnen und in der Folge entweder zu Nervenzellen (N^3 und 4) oder zu Gliazellen (G^1 und 2) sich umgestalten. —

Fig. 15.

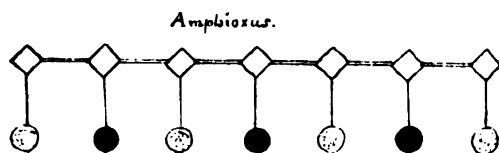


Fig. 16.

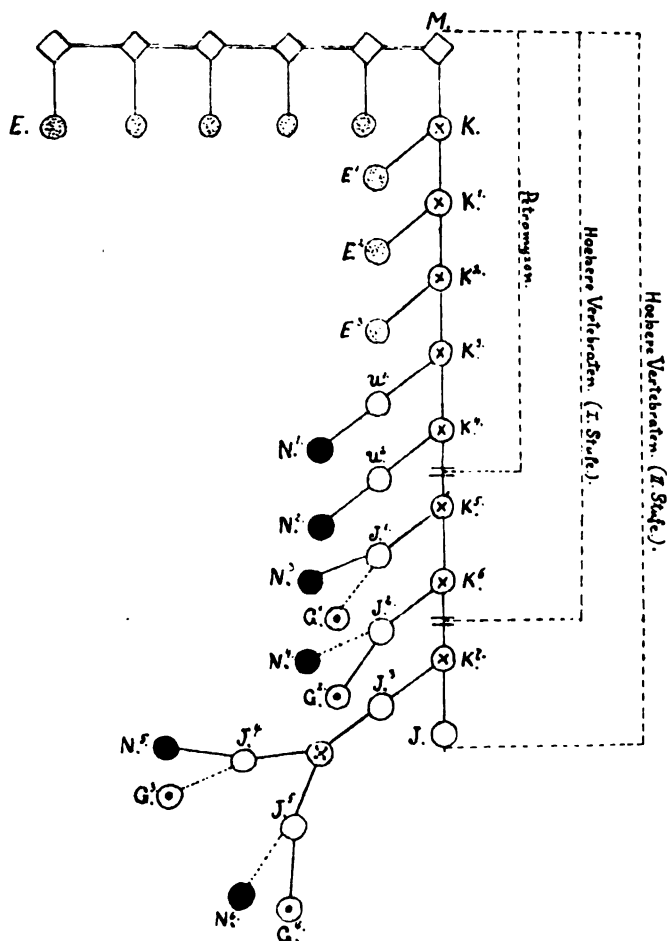


Fig. 15 und 16. Stammbaum der cellulären Komponenten des centralen Nervensystems in der Thierreihe.

Unser Stammbaum (Fig. 16) liefert uns weiterhin eine klare Anschauung davon, dass die in aufsteigender Reihe der Vertebraten fortschreitende histogenetische Differenzierung in letzter Linie zurückzuführen ist auf die Entwicklung der »Keimzellen« (K); jener eigenartigen Elemente, die, von dem primitiven Epithel der Markanlage abstammend, in ununterbrochener Proliferationsthätigkeit sich fortpflanzen, ohne jemals wieder ein Ruhestadium von epithelialelem Charakter zu durchlaufen. Hierbei wird die eine Tochterzelle jeder Generation nach weiterer Differenzierung als spezifisches Element, als ein neuer Baustein (E, U, J, N, G), dem werdenden nervösen Centralorgan einverleibt, während die andere Tochterzelle die Fortpflanzung der Keimzellen ($K^1, 2, 3, \dots$) übernimmt. Mit fortschreitender voluminöser Entfaltung oder komplizierterer Struktur des Markes werden dem entsprechend erhöhte Anforderungen an die Thätigkeit der Keimzellen zu stellen sein und eine numerische Zunahme derselben steht zu erwarten. Dies ist denn in der That auch der Fall, indem wir von einem nur zerstreuten Auftreten der Keimzellen bei niederen Vertebraten bis zur Entwicklung eines Zustandes bei den höchsten Wirbelthieren, wo wir die ventriculäre Wandzone des Medullarrohres auf einem gewissen Stadium mit Keimzellen geradezu besät finden, alle Übergangsphasen beobachten können.

Nun aber verschwinden, wie bekannt, zu einem bestimmten Zeitpunkt sämtliche »Keimzellen« an der *Limitans interna*. Hat hiermit die Vermehrung der cellulären Elemente ihren definitiven Abschluss gefunden? Nein. Zwar haben die »Keimzellen« ihre Rolle ausgespielt; sie haben sich erschöpft oder neuaufgetretene Verhältnisse der Gesamtentwicklung haben ihrer eigenartigen Existenz ein Ende bereitet, aber andere Elemente haben statt ihrer jetzt das Fortpflanzungsgeschäft übernommen, wie mehr oder minder zahlreiche durch die ganze Wandung des Medullarrohres, besonders aber innerhalb der Mantelschicht auftretende Mitosen (Fig. 14 B[⊗]) beweisen. Ich leite, wie früher aus einander gesetzt, diese späteren Proliferationserscheinungen von indifferenten Zellen ab, die von frühzeitiger Differenzierung ausgeschlossen blieben und solchergestalt eine weitere Fortpflanzungsthätigkeit entfalten konnten. Sie sind somit berufen, vikariierend an Stelle der »Keimzellen« zu treten und, wo nöthig, weiteres Material, sowohl Nerven- als Gliazellen, für den definitiven Ausbau des Centralnervensystems zu liefern, vielleicht auch den Mutterboden für eventuelle Regenerationsprocesse zu bilden. Die

stammbaumliche Entwicklung dieser Erscheinung finden wir in Fig. 16 am unteren Ende der Keimzellenlinie durch den Zweig K^7-J^3 etc. dargestellt.

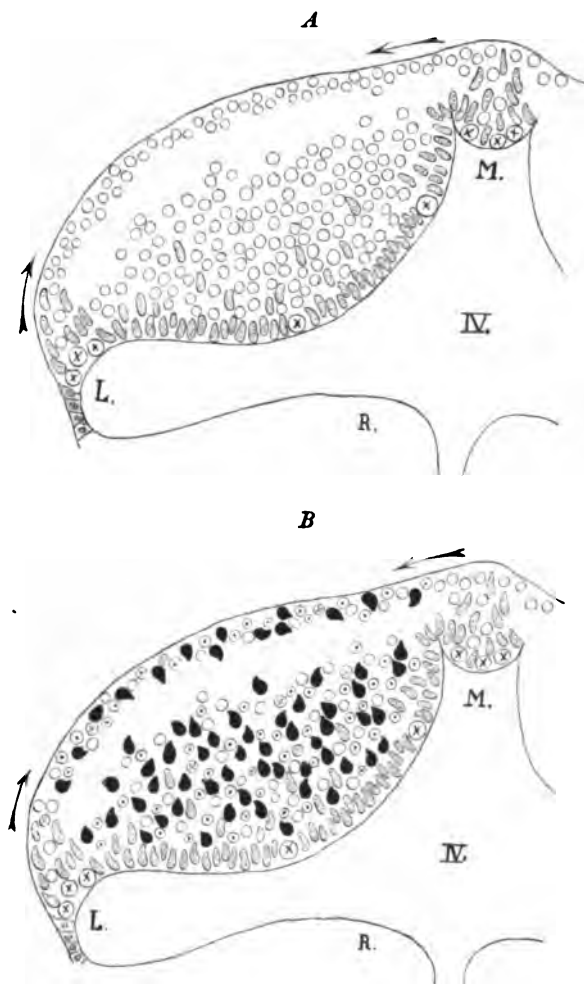
Mit den letztgeschilderten Vorgängen haben die Entwicklungsprincipien in der Histogenese des Centralnervensystems ihren Höhepunkt erreicht. Ein Vergleich der Abbildungen 11, 12, 13, 14, sowie eine Betrachtung des hierauf begründeten Stammbaums (Fig. 16) der cellulären Komponenten des embryonalen Markes gestattet, wie mir scheint, eine zwanglose Aneinanderreihung der gegebenen Schemata, der die Erkenntnis eines inneren Zusammenhanges zwischen den verschiedenen Typen dieser aufsteigenden Entwicklungsreihe, sowie einer gemeinsamen Basis, auf die sämtliche Modifikationen der Differenzierung zurückzuführen sind, wohl ermöglicht. Es ist vor Allem die funktionelle Bedeutung der »Keimzellen«, die sich wie ein rother Faden durch die ontogenetische und phylogenetische Histogenese des Centralnervensystems hindurchzieht. —

Nicht zu vergessen ist, dass die vorliegenden Betrachtungen angestellt sind vornehmlich mit Bezug auf das Rückenmark, welcher Abschnitt des Centralnervensystems der gleichmäßigsten progressiven Entwicklung in der aufsteigenden Thierreihe unterworfen ist. Anders verhalten sich die verschiedenen Theile des Gehirns. Wir finden hier häufig speciell entwickelte Funktionen einer bestimmten Thierklasse entsprechend einzelne Gehirnabschnitte in der Komplikation der histologischen Entwicklung den übrigen Theilen des Centralnervensystems weit voraneilen; ich erinnere nur an die hochkomplirte, den höchsten Vertebraten durchaus gleichartige Struktur des Cerebellums in dem sonst so niedrig stehenden Gehirn der Fische oder an die hoch organisierte Vierhügelregion der Vögel.

Wenngleich nun die histologische Differenzirung selbst der complicirtesten und höchstorganisirten Gehirnabschnitte sich nach denselben Grundprincipien und auf gleicher Basis wie die des relativ einfachen Rückenmarks vollzieht, so treten doch in vorgeschrittenen Entwicklungsstadien häufig neue Erscheinungen und anderweitige Modifikationen in der cellulären Differenzirung auf, die einerseits lediglich durch morphologische Struktureigenthümlichkeiten des betreffenden Abschnittes bedingt sein mögen, andererseits jedoch zweifellos auf eine höhere Komplikation der histologischen Organisation hinzuzielen scheinen. Einen derartigen progressiven Entwicklungsmodus haben wir unter Anderen in dem Auftreten der

sog. superficiellen Körnerschicht des Kleinhirns zu erblicken. Diese eigenartige Schicht ist besonders geeignet, uns ein klares Licht

Fig. 17.



A und B. Schematische Darstellung der cellulären Differenzierung im Kleinhirn.

auf die Lebens-eigenschaften und Funktionen der »in-differenten Zellen« zu werfen und bedarf daher noch einer kurzen Betrachtung. Abbildung 17 A und B stellt die linke Hälfte eines Querschnitts durch die Kleinhirnamelle auf einer relativ frühen Entwicklungsstufe dar; bei M liegt die Medianfurche, bei L der Recessus lateralis, R ist der Rautengrubenboden und der von diesen Massen eingeschlossene Raum (IV) bildet den vierten Ventrikel. In die Masse des Kleinhirns finden wir die aus der Differenzierung resultierenden Zellkategorien in gleicher Weise wie in den früheren Abbildungen schematisch eingetragen;

sie bedürfen keiner weiteren Erläuterung. Die ersten Entwicklungsstufen im Kleinhirn sind genau die gleichen wie die des Rückenmarks. Zunächst kommt es zur Entwicklung einer aus indifferenten Zellen bestehenden Mantelschicht.

Diese Schicht nimmt nun aber im Kleinhirn ganz beträchtliche

Dimensionsen an und zwar derart, dass sie sich selbst zwischen die peripheren Kerne des Ependyms einschleibt und solchergestalt die letzteren schließlich weitläufig zwischen den indifferenten Zellen zerstreut liegen und nur noch nahe der Membrana limitans interna in geschlossener Schicht auftreten. Fig. 17 A veranschaulicht diese Verhältnisse. Nachdem diese Phase der Entwicklung erreicht ist, verschwinden in der größten Ausdehnung der ventriculären Wandzone die Keimzellen fast völlig, nur in ganz umschriebenen Gebieten, nämlich längs der Medianfurche (*M*), im Sinus lateralis (*L*) und an der Übergangszone des hinteren Randes der Kleinhirnlamelle in das Velum medullare (also an Stellen, wo die Ependymzellen bis in späte Entwicklungsperioden mit der Oberfläche des Kleinhirns im Zusammenhang bleiben) bleiben die Keimzellen erhalten und zeigen sogar eine gesteigerte Proliferationsthätigkeit. Von genannten Plätzen aus wird nun durch fortgesetzte Thätigkeit der Keimzellen eine neue Generation indifferenten Zellen producirt, die von dem First des Kleinhirns nach beiden Seiten zu, vom Sinus lateralis noch aufwärts und vom hinteren Rande der Kleinhirnlamelle noch vorn dicht unter der Oberfläche entlang wandern und sich schließlich zu einer kontinuierlichen Schicht, der superficiellen Körnerschicht, daselbst vereinigen. In dieser Schicht machen sich bald von Neuem Kernteilungsfiguren (Fig. 17 B) in größerer oder geringerer Zahl bemerkbar, welche Proliferationsprocesse zunächst zu einer weiteren Volumzunahme der Schicht führen, die bei den Säugern kolossale Dimensionen annehmen kann. Wir finden bei letzteren die Zellen in dichtem Gefüge verschiedene Strata bildend, von welchem das der Oberfläche zunächst gelegene nicht selten eine epithelartige Gruppierung seiner Elemente erkennen lässt. In diesem Falle beobachten wir ferner, dass die Kernteilungsfiguren fast ausschließlich in jener oberflächlichen epitheloiden Schicht auftreten und so derselben den Charakter einer Keimschicht verleihen. Somit gewinnt es den Anschein, als ob wir es in der Entwicklung der superficiellen Körnerschicht lediglich mit einer Verlegung der anfänglich ventriculär gelegenen Keimzone an die Oberfläche des Kleinhirns zu thun haben, und scheint es mir sehr wohl möglich, dass dieser Process wesentlich durch die veränderten Ernährungsverhältnisse des embryonalen Körpers bedingt ist. Die Ausbildung eines reichlichen Kapillarnetzes in den sich entwickelnden Hirnhäuten lässt die oberflächlichen Partien des Cerebellums jetzt als der

besten Ernährung zugänglich und als die geeignetsten für derartige lebhaft Proliferationsprocesse erscheinen. Ich habe in früheren Arbeiten (22, 23) ausgeführt, dass aus genetischen und anderen Gründen die Elemente dieser Schicht den indifferenten Zellen der primären Mantelzone gleichwerthig zu erachten sind und somit die Fähigkeit besitzen, gleich diesen alle für den Aufbau des Kleinhirns charakteristischen Elemente, Nervenzellen sowohl als Gliazellen, aus sich hervorgehen zu lassen. Diese Annahme ist durch die späteren Untersuchungen von LUGARO (14), POPOFF (17) und ATHIAS (2) bestätigt worden. Wie bekannt, verschwindet diese superficielle Körnerschicht später vollständig, sie ist transitorischer Natur. Ihr Verschwinden wird dadurch herbeigeführt, dass die Zellen derselben unter gleichzeitiger Differenzirung successive in das Innere der Kleinhirnssubstanz auswandern, wo sie in Gemeinschaft mit den Elementen der primären Mantelschicht zum weiteren Ausbau des Cerebellums beitragen. Es handelt sich also im Erscheinen dieser Schicht lediglich um eine durch morphologische Entwicklungsverhältnisse bedingte oberflächliche Ablagerung accessorischen Bildungsmaterials, das zu einer voluminöseren, zellreicheren und complicirteren Entfaltung des Kleinhirns bestimmt ist. — In Bezug auf die Entwicklung dieser Schicht scheint mir ein Punkt von besonderem Interesse zu sein, das ist nämlich die passive, aber höchst bedeutungsvolle Rolle, welche die Ependymzellen dabei spielen. Wir haben gesehen, dass die Keimzellen, nachdem sie in der größten Ausdehnung der ventriculären Zone der Kleinhirnlamelle verschwunden sind, nur dort fortbestehen, wo die primitiven Ependymzellen ihren Zusammenhang mit der äußeren Oberfläche (in Fig. 17 bei *M* und *L*) behalten haben. Es scheint demnach, als ob die Existenz der Keimzellen gewissermaßen an die Integrität der Ependymzellen gebunden ist. Ferner tritt in diesen Proliferationsbezirken mit größter Klarheit hervor, dass die Abkömmlinge der Keimzellen stets zwischen den Ependymzellen hindurch zur Oberfläche wandern, dass somit letztere ihnen gleichsam den Weg zu ihrem Bestimmungsorte weisen. Diese hier mit Leichtigkeit zu konstatirende Thatsache ist ein weiterer Beweis, welch hervorragenden Einfluss das primitive Ependymgerüst des embryonalen Markes auf den gesetzmäßigen Ablauf der späteren Entwicklungsprocesse auszuüben vermag. Und es erscheint hiernach wohl verständlich, wenn, wie wir im Vorigen gesehen haben, bei höheren Vertebraten die Entwicklung des Ependymgerüstes allen übrigen Differenzirungsprocessen im Centralnervensystem voranzu-

gehen pflegt; mit ihr erst wird die Grundlage geschaffen, werden die Wege eröffnet, auf welchen die weitere Entwicklung nervöser Elemente in gesetzmäßigen Bahnen fortschreiten kann.

Die so unzweideutigen und klar zu Tage tretenden Lebens-eigenschaften der Elemente der superficiellen Körnerschicht liefern uns einen letzten und unumstößlichen Beweis für die hohe Bedeutung der »indifferenten Zellen« des embryonalen Markes im Allgemeinen. Wir können sie nunmehr definiren als Abkömmlinge der »Keimzellen«, die in höherem oder geringerem Grade der Ortsveränderung fähig sind, die Eigenschaft besitzen, sich durch direkte Metamorphose entweder in Nervenzellen oder Gliazellen zu verwandeln und durch Beibehaltung weiterer Proliferationsfähigkeit die Möglichkeit zu fortschreitender Komplikation in der Entwicklung des Centralnervensystems geben.

Wenn ich die vorliegende Arbeit der Öffentlichkeit übergebe, bin ich mir der Lücken und Schwächen derselben wohl bewusst und überzeugt, dass sie der Kritik mancherlei Angriffspunkte bieten wird. Wie aus der Überschrift hervorgeht, ist der zweite Theil, d. h. die Verfolgung der fortschreitenden Entwicklung nervöser Substanz in der aufsteigenden Thierreihe nur als ein Versuch einer Geschichte dieser Vorgänge zu betrachten, wobei ich mich allerdings einer möglichst objektiven Verwendung des Thatfachenmaterials befließigt habe. Gerade dieser Versuch aber hat mir gezeigt, wie mangelhaft und unzuverlässig heut zu Tage noch unsere Kenntnisse von den hier in Betracht kommenden Verhältnissen besonders vom vergleichend-anatomischen Standpunkt aus sind. Es ist nicht unmöglich, dass mir bei meiner Arbeit einige wichtige Thatfachen, besonders aus der Klasse der Wirbellosen, unbekannt geblieben sind, die vielleicht geeignet gewesen wären, zweifelhafte Fragen zu entscheiden oder irgend welche Annahmen in andere Bahnen einzulenken. Die Litteratur über diese Dinge ist so unendlich groß und die Angaben sind so zerstreut, dass es in der That keine leichte Aufgabe ist, sich mit diesem Material durchaus vertraut zu machen. Für eventuelle Richtigstellung oder Ergänzungen zu dem von mir verwandten Beweismaterial würde ich daher nur dankbar sein. — Weitere Schwierigkeiten in der Abfassung der vorliegenden Arbeit haben sich besonders geltend gemacht in der Unsicherheit unserer Auffassung von dem eigentlichen Wesen der Zelldifferenzirung. Es wird heut zu Tage so viel von Zelldifferenzirung oder Zellmetamorphose gesprochen

und geschrieben, ohne sich dabei über das Zustandekommen derartiger Prozesse recht klar zu sein; und doch sollte man mit diesen Begriffen eigentlich recht vorsichtig umgehen. In der Erkenntnis dieser Vorgänge liegt der Schlüssel für das Verständnis des Zustandekommens einer histologischen Differenzirung des embryonalen Körpers und des Wesens der Vererbung. Es ist meines Erachtens noch nicht einmal festgestellt, ob eine typisch differenzirte Zelle, sagen wir eine Epithelzelle von bestimmtem Charakter, im Stande ist, sich durch direkte Metamorphose in einen anderen Zelltypus zu verwandeln, oder ob complicirtere Wege zu diesem Ende führen. Mit diesen Fragen aber kommen wir in unmittelbarste Berührung, wenn wir beispielsweise uns überzeugt zu haben glauben, dass Gliazellen sowohl als Nervenzellen aus den epithelialen Elementen der Markanlage hervorgehen, also Zellen, die in ihrem morphologischen Verhalten von Epithelzellen so grundverschieden sind. Es würde zu weit außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen, mich hier noch auf eine tiefere Diskussion dieser Dinge einzulassen. Mein Standpunkt zu dieser Frage liegt im Vorigen zum Theil begründet. Es kann kein Zweifel dartüber walten, dass hochcomplicirte Umformungen »erwachsener« embryonaler Epithelzellen sowohl als mesenchymaler Elemente in zahlreichen Fällen vorkommen (selbstverständlich kommen hier nur Metamorphosen in Betracht, die den Zellkörper in toto betreffen, nicht aber irgend welche Umbildungen, die durch sekretorisch-formative Thätigkeiten der Zelle veranlasst werden). Dafür liefert uns die Entwicklungsgeschichte reichliche Beispiele und auch ich habe im Vorigen eine direkte Umwandlung von Epithelzellen in Ependymzellen, ja sogar die Möglichkeit einer Umwandlung zu Nervenzellen unter primitivsten Verhältnissen (*Lumbricus*, *Amphioxus*) zugegeben. Daneben aber kommt zweifellos ein complicirterer Differenzierungsmodus zu Stande; nämlich durch Vermittelung einer Generation indifferenter Tochterzellen der sich zu weiterer Differenzirung anschickenden primären Zellkategorie. Diese beiden von mir unterschiedenen Differenzierungstypen haben in den Schemata Fig. 15 und 16 ihre Darstellung gefunden und glaube ich, dass besonders der zweite Typus von größerer Bedeutung für die Entwicklung der Organismen ist, als bisher erkannt wurde. Hier bietet sich meines Erachtens noch ein weites Feld für zukünftige Forschung.

Boston, den 20. December 1896.

Literaturverzeichnis.

1. 1881. ALTMANN, Über embryonales Wachsthum. Leipzig.
2. 1895. ATHIAS, M., Cellules nerveuses en développement dans la moëlle épinière du têtard de la grenouille. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. XXXI. pag. 610—615.
3. 1896. ATHIAS, M., Sur l'origine et l'évolution des petites cellules étoilées de la couche moléculaire du cervelet chez le chat et le lapin. Comp. Rend. de la Soc. de Biol. Paris. Sér. 10. T. III. pag. 585—586.
4. 1856. BEARD, J., The history of a transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida. Part I. Raja batis. Zool. Jahrb. IX. pag. 319—426. Pl. XXII—XXIX.
5. 1890. CAJAL, S. RAMÓN Y, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet. Anat. Anz. V. pag. 609—613, 631—639.
6. 1896. DISSE, J., Über die erste Entwicklung des Rückenmarksnervens. Sitzber. d. Ges. zur Beförd. ges. Naturw. Marburg. Nr. 7. pag. 77—91.
7. 1888. DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XIV. Über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. Mitth. Zool. Stat. Neapel. VIII. pag. 441—461. Taf. XXII.
8. 1891. DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XVII. Nervenfasern und Ganglienzellen. Histogenet. Untersuchungen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. X. pag. 255—341. Taf. XVI—XXIII.
9. 1889. HIS, WILH., Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abhandl. math.-physikal. Klasse königl. Sächs. Ges. Wiss. XXVI. pag. 313—372. Taf. I—IV.
10. 1893. KÖLLIKER, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. II. Band. I. Hälfte.
11. 1891. KUPFFER, C. VON, Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. Anat. Ges. V. München. pag. 22—54.
12. 1892. LENHOSSEK, M. VON, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikr. Anat. XXXIX. pag. 102—136. Taf. V.
13. 1892. LENHOSSEK, M. VON, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Fortschritte der Medicin. X.
14. 1894. LUGARO, E., Über die Histogenese der Körner der Kleinhirnrinde. Anat. Anz. IX. pag. 710—713.
15. 1887. MERK, L., Die Mitosen im Centralnervensystem. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse d. kaiserl. Akad. Wiss. Wien. LIII. pag. 1—42. Taf. I—IV.
16. 1894. MINOT, CH. S., Gegen das Gonotom. Anat. Anz. IX. pag. 210—213.
17. 1896. POPOFF, S., Weitere Beiträge zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde. Biol. Centralbl. XVI. pag. 462—466.
18. 1882. RAUBER, A., Über das Dickenwachsthum des Gehirns. Sitzber. naturf. Ges. Leipzig.
19. 1891. RETZIUS, G., Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Amblyxus lanceolatus. Biol. Unters. II. pag. 29—46. Taf. XI—XIV.

20. 1896. ROHDE, E., Ganglienzellkern und Neuroglia. Ein Kapitel über Vermehrung und Wachsthum von Ganglienzellen. Archiv f. mikr. Anat. XLVII. pag. 121—135. Taf. IX.
 21. 1893. SCHAPER, A., Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Anat. Anz. VIII. pag. 705—720.
 22. 1894. SCHAPER, A., Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morphol. Jahrb. XXI. pag. 625—708. Taf. XVIII—XXI.
 23. 1895. SCHAPER, A., Einige kritische Bemerkungen zu LUGARO's Aufsatz: »Über die Histogenese der Körner der Kleinhirnrinde«. Anat. Anz. X. pag. 422—426.
 24. 1888. VIGNAL, W., Sur le développement des éléments des couches corticales du cerveau et du cervelet chez l'homme et les mammifères. Arch. de physiol. XX. pag. 228—254. Pl. V—VI; pag. 311—336. Pl. IX—XII.
 25. 1889. VIGNAL, W., Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal. Nerfs périphériques. Moëlle. Couches corticales du cerveau et du cervelet. Paris (Masson).
 26. 1895. WEIGERT, C., Beiträge zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia. Abhandl. d. SENCKENBERG'schen naturf. Ges. Frankfurt a. M. XIX. pag. 63—213. Taf. I—XIII.
 27. 1882. VAN WIJHE, J. W., Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. k. Akad. Wetens. Amsterdam. XXII. 50 pag. Taf. I—V.
-

Über den Werth des biologischen Experiments.

Von

Hans Driesch.

Eingegangen am 5. Februar 1897.

Wer meine Schriften kennt, weiß, dass ich mit sehr vielen der Erörterungen, welche im zweiten Heft von OSCAR HERTWIG's »Zeit- und Streitfragen der Biologie« enthalten sind, durchaus einverstanden bin. Er weiß, dass ich z. B. den gegen die Specialarbeiten Roux's gerichteten »Anhang« (pag. 98 bis Ende) im Großen und Ganzen unterschreiben würde, dass auch ich das Wort »Entwickelungsmechanik« beanstande. Wende ich dieses Wort doch schon seit geraumer Zeit nicht mehr an, sondern gebrauche, um das Studium der Entwicklung, des Sich-Entwickelns um seiner selbst willen, nicht zum Zwecke der Vergleichung, zu bezeichnen, die Worte Entwicklungsphysiologie oder Entwicklungsanalytik, ebenso wie man von einer Verdauungsphysiologie, einer Nervenphysiologie, aber nicht von einer Verdauungsmechanik, einer Nervenmechanik zu reden pflegt. Denn es ist außer Zweifel, dass das Wort Mechanik hier zu viel präjudicirt, wenn es eng gefasst wird, und dass sein Inhalt sich verflüssigt und nichts besagt, wenn man ihn weit fasst: »der Causalität unterstehendes Geschehen« (ROUX) nämlich würden die Lebensphänomene auch dann sein, wenn es sich als nöthig erweisen sollte, an Stelle der »Maschinentheorie des Lebens«¹⁾ eine Theorie des Vitalismus zu begründen. Solche, die in diesem Falle von Metaphysik reden würden, würden dadurch kund thun, dass sie die Bedeutung der Worte Causalität und Metaphysik nicht klar erfasst haben.

Herrscht somit in vielen Dingen zwischen OSCAR HERTWIG und mir eine erfreuliche Harmonie der wissenschaftlichen Ansichten, so

¹⁾ Biol. Centralbl. XVI.

ist das doch in einem Punkte nicht der Fall, nämlich in der Werthschätzung des Experiments, und hier meine Abweichung der Meinung auszusprechen, kann ich um so weniger unterlassen, als mir die Gefahr vorzuliegen scheint, dass eine gewisse nicht kleine Gruppe von Biologen durch die HERTWIG'schen Ausführungen in einem sehr unberechtigten Selbstgefühl bestärkt werden und in ihnen gleichsam einen Freibrief für die eigne Urtheilslosigkeit erblicken wird.

Gegen Solche also, die sich mit HERTWIG's Angriffen werden decken wollen, schreibe ich hier, weniger gegen HERTWIG selbst; denn er hat, trotz seiner Angriffe auf den hohen Werth des Versuchs, durch die That zu wiederholten Malen gezeigt, dass er das Experiment zu schätzen versteht — vielleicht sogar mehr, als er in seiner polemischen Schrift zugiebt.

Um die HERTWIG'schen Angriffe gegen das Experiment als ein Mittel zur Erforschung der Lebensvorgänge, das die einfache Beobachtung an Rang überragt, zu entkräften, müssen wir zunächst nach einer klaren Definition des Begriffs des Experiments suchen oder, noch besser, erst betrachten, welche Definition dieses Begriffs HERTWIG aufstellt.

Da erfahren wir denn auf pag. 65 seiner Schrift, dass das Experiment seine eigentliche Bedeutung im Anorganischen habe: die anorganischen Körper seien »verhältnismäßig unveränderlich«, durch das Experiment zwänge der Mensch »die Stoffe, sich zu verändern« und mache sie dadurch erst der Forschung zugänglich; denn es sei »klar, dass nur Dinge, so weit sie sich verändern, Gegenstand causaler Erkenntnis sein können«.

Sehen wir einmal davon ab, dass es doch recht bedenklich ist, zu sagen, die unorganischen Körper seien »verhältnismäßig unveränderlich« (das Erleben eines tüchtigen Regens oder Sturmes kann diese Aussage in einfachster Weise widerlegen): also ein Mittel um Veränderungen herbeizuführen ist nach HERTWIG der Versuch.

Wir halten dafür, dass diese Definition gerade das Wesentliche am Begriff des Versuchs nicht trifft: das Experiment will nicht allgemein Veränderungen herbeiführen, sondern will Veränderungen (Vorgänge) nach Belieben isoliren oder variiren und isolirte Vorgänge bewusst kombiniren.

Nicht weil die anorganische Natur »verhältnismäßig unveränderlich« ist, haben der Physiker und der Chemiker den Versuch erfunden, sondern weil sie sich in so ungeheuer mannigfacher und verwobener Art, wenn auch oft langsam, verändert, dass aus Beobach-

tung des Gegebenen nie und nimmer Causalzusammenhänge mit Sicherheit ermittelt werden können. Erst dadurch, dass Vorgänge *A, B, C* etc. bewusst zu bestimmter Zeit und an bestimmtem Ort isolirt hervorgerufen sind, ist man in der Lage anzugeben, welche Vorgänge *A', B', C'* etc. im Causalverhältnis mit ihnen stehen.

Ganz dasselbe, was den Werth des Versuchs in den anorganischen Disciplinen ausmacht, trifft nun auch vom biologischen Versuch zu. Bevor wir aber daran gehen, den Werth des Experimentalverfahrens in der Biologie und speciell in der Entwicklungsphysiologie zu erforschen, haben wir uns mit HERTWIG über die Begriffe »Kraft« und »Causalität« aus einander zu setzen. Es wird sich nämlich zeigen, dass sein Urtheil über das Experiment ganz wesentlich von der Art und Weise abhängt, in der er diese Begriffe, zumal den der Causalität, praktisch anwendet.

Im Anschluss an LOTZE und Andere eifert HERTWIG dagegen, Körpern, von denen eine Wirkung ausgeht, d. h. an denen eine Veränderung eine andere Veränderung an anderen Körpern zur Folge hat, eine wirkende »Kraft« beizulegen; es sei, so sagt er, damit nur eine Scheineinsicht gewonnen; klarer und sachentsprechender sei es, einfach zu sagen: hier geht ein abhängiges Veränderungsgeschehen nach dieser oder jener Regel, d. h. eine bestimmte Art causalen Geschehens vor sich. Wer, nach dem Vorbild des ARISTOTELES¹⁾, dem sich verändernden Körper *A* eine »Veränderungsfähigkeit«, eine »Kraft« (*δύναμις*) in Hinsicht auf Körper *B* beilegt, der macht jene ein Verhältniss betreffende Regel, jene »Wirkungsweise«, zu einer Eigenschaft und glaubt fälschlich, damit mehr als ein neues Wort gewonnen zu haben.

Wir wollen dieses in letzter Zeit oft²⁾ dargelegte Raisonnement hier nicht auf seine Richtigkeit prüfen, dieselbe sei vielmehr zum Zwecke des Folgenden als erwiesen vorausgesetzt.

Gut, also wir vermeiden den Begriff der »wirkenden Kraft«; mich dünkt aber, sehr häufig, wenn ein Autor ohne nähere Erläuterung von »Kräften« redete, hat er dieses Wort gar nicht im Sinne der einem Körper beigelegten »wirkenden Kraft« gethan, sondern im

¹⁾ Metaphys. Buch IX. KIRCHMANN'sche Übers. 1871. Bd. II. pag. 28 ff.

²⁾ In DREYER's »Studien zu Methodenlehre und Erkenntniskritik« findet sich z. B. auf pag. 90 ff., 109, 146 ganz Ähnliches. HERTWIG polemisiert gegen DREYER auf Grund von dessen älterer theoretischer Schrift, offenbar ohne die neuere zu kennen, die überhaupt unter Biologen viel zu wenig bekannt geworden zu sein scheint.

Sinne des alten und in der Verwendung recht bequemen Wortes Naturkraft, das auch von HERTWIG (z. B. pag. 45) gutgeheißen wird. In diesem Sinne ist z. B. auch von mir bisweilen von Kräften geredet worden, von Kräften = Naturkräften = Wirkungsweisen = Naturgesetzen = Energiearten, meist freilich, indem einer der letztgenannten Ausdrücke erläuternd in Klammern beigelegt wurde; in diesem Sinne, dünkt mich, könnte man auch das Wort »Kraft«, wo es bei ROUX vorkommt, ohne gewaltsame Interpretation verstehen¹⁾. Solche Naturkräfte, solche elementare Naturwirkungsweisen würden Wärme, Elektrizität, Schwer»kraft« sein.

Lässt man das Wort Kraft in diesem, wie gesagt, auch von HERTWIG theoretisch gebilligten Sinne, also als Naturgesetz, demgemäß ein Geschehen verläuft, zu, so gewinnt man einen bequemen Ausdruck für ein wichtiges Element der Naturerforschung, für ein Element, das bei HERTWIG praktisch nicht genügend in seine Rechte tritt.

Damit gehen wir zu einer Erörterung des Begriffs »Causalität« bei HERTWIG über, welche uns zur Frage nach der Werthschätzung des biologischen Experiments wiederum überleiten wird:

»Alles, was geschieht (anhebt zu sein), setzt etwas voraus, worauf es nach einer Regel folge«, so lesen wir in der »Kritik der reinen Vernunft«. Dieser Satz involvirt KANT's Definition der Ursache und Wirkung, der Causalität.

»Jede Veränderung kann nur eintreten dadurch, dass eine andere, nach einer Regel bestimmte, ihr vorhergegangen ist, durch welche sie aber dann als nothwendig herbeigeführt eintritt: diese Nothwendigkeit ist der Causalnexus.« »Ein Naturgesetz ist die der Natur abgemerkte Regel, nach der sie, unter bestimmten Umständen, sobald diese eintreten, jedes Mal verfährt.« So bei SCHOPENHAUER; HERTWIG citirt seine Sätze unter Beistimmung.

Also Abhängigkeitsveränderung nach Regeln ist »Causalität«; Ermittlung der Veränderungsregeln der Natur ist also die Aufgabe der »causalen« Forschung.

Uns scheint, dass HERTWIG trotz seiner Citate und dem Beifall, den er ihrem Inhalt zollt, diesen in ihnen liegenden Begriff prak-

¹⁾ Wenn man in diesem Sinne die von HERTWIG auf pag. 55 bekämpfte Ausführung DREYER's versteht, so wüsste ich (abgesehen vialleisch von dem etwas seltsamen Symbiosevergleich) nichts gegen sie einzuwenden. Sie besagt dann: »manche Veränderungen in Organismen gehen nach anorganischen Naturgesetzen vor sich«.

tisch nicht gewürdigt hat; er wendet nämlich später wiederholt den Begriff des »Causalen« in einem Sinne an, der gerade sein Wesentliches: die Regel, nach der eine Folge verläuft, außer Acht lässt. Da weiterhin gerade in diesem Mangel seine Angriffe gegen den höheren Werth des Versuchs im Vergleich zur bloßen Beobachtung begründet sind, müssen wir hier etwas eingehender werden.

HERTWIG meint, wenn man die Entwicklung einer Thierart beobachte, erhalte man causale Resultate; das vorausgehende und das folgende Stadium stünden hier allemal im Verhältnis von Ursache und Wirkung. Wer diesem Satze beistimmen würde, der würde vielmehr, so dünkt uns, auf wirklich »causale« Einsicht Verzicht leisten. Wo bleibt hier die »Regel«, nach der die Veränderungsfolge verläuft, wo das Naturgesetz, demgemäß sie sich abspielt? Man müsste denn geneigt sein, so viel »Naturgesetze« zu stabiliren, wie es Paare auf einander folgender, unterscheidbarer Stadien in der Entwicklung aller einzelnen Lebensformen gäbe; damit würde man den Begriff »Naturgesetz« aber verflüssigen. Denn nicht weiter analysirbare einfache oder doch wenigstens auf Einfachheit zustrebende Regeln des Geschehens pflegen die anorganischen Wissenschaften als Naturgesetze zu bezeichnen, nicht aber etwa die Art der Folge komplexer geologischer Zustände.

Wenn wir also wissen, dass in der Entwicklung des Frosches der »Blastula« die »Gastrula« und dieser die »Neurula« folgt, so haben wir nie und nimmer »causale« Einsicht gewonnen; uns fehlen dazu die analysirten Regeln des Geschehens. Wir haben nicht viel mehr als eine Geschehensfolge in der Zeit gewonnen, wobei wir gern zugeben wollen, dass Kenntniss dieser Geschehensfolge Vorbedingung causaler Einsicht ist, und wobei wir HERTWIG sogar das Zugeständnis zu machen geneigt sind, dass uns bloße Beobachtung hier den Anhaltspunkt dafür geben kann, wo wir wirklich analysirte ursächliche Verhältnisse zu suchen haben. Denn dass in der »Blastula« die Ursachen der »Gastrula« gegeben sind, das wollen wir nicht bestreiten; was wir leugnen ist nur, dass wir mit der durch Beobachtung gewonnenen Kenntniss des temporalen Verhältnisses »Blastula«-»Gastrula« zugleich ein im KANT-SCHOPENHAUER'schen Sinne causales Verhältniss eruiert hätten.

Zur Ermittlung wahrer Causalität im Morphologischen vielmehr, zur Erledigung dieser Aufgabe, welche klar formulirt und mit größter Beharrlichkeit verfolgt zu haben für immer, mag man über seine speciellen Leistungen und Theorien denken wie man will, ein hervor-

ragendes Verdienst von Roux und seinen wenigen Vorgängern (His etc.) bleiben wird, dazu bedürfen wir des Experiments. Wir bedürfen dazu des Versuchs, weil die Erscheinungen der Entwicklung der Organismen, welche die Beobachtung uns lehrt, ebenso wie die Veränderungen in der anorganischen Natur, so vielfach kombiniert und verwoben sind, dass auch hier nur Isolirung, Variirung und bewusste Kombination von Vorgängen — welche eben das Wesen des Experiments ausmachen — uns darüber belehren können, welche Veränderungen zu einander in unabänderlichen Beziehungen stehen und nach welchen Regeln das geschieht. Freilich ist es zu dieser Einsicht in die komplicirte Verwobenheit der ontogenetischen Erscheinungen nothwendig, sich klar zu machen, dass sich die Entwicklung einer organischen Form für die vertiefte und analysirte Erkenntnis nicht aus »Stadien«, sondern aus relativ und vorläufig wenigstens einfachen elementaren Processen, für die ich vor einigen Jahren den Ausdruck »morphogene Elementarprocesse« einführte, zusammensetzt. Von diesen Processen kann der eine noch im Verlaufe sein, während der andere bereits beendet und ein dritter eben erst inscenirt ist und so fort; obwohl in gegenseitiger Auslösungsabhängigkeit stehend, sind diese Vorgänge doch in ihrem Verlaufe, wie z. B. für die Ausbildung des Ektoderms der Echiniden von mir bewiesen wurde, in hohem Maße unabhängig von einander: eben zu erweisen, was hier von einander abhängt und was nicht, das ist die uns gestellte komplicirte Aufgabe, eine Aufgabe, die so verwickelt ist, dass wir zunächst schon froh sein müssen, wenigstens nur rein lokale Abhängigkeiten dieser Art zu ermitteln, und dass selbst zu dieser bloßen Vorarbeit für »causale« Erkenntnis, also für eine Erkenntnis der allgemeinen »Regeln« des Geschehens¹⁾, bereits das Experiment einzusetzen hat.

Stützen wir den allgemein gewonnenen Standpunkt nunmehr im Einzelnen; vergleichen wir in besonderen Fällen, was Beobachtung und was Versuch leisten können oder geleistet haben, auf dass der

¹⁾ Trotz der hier zugegebenen Möglichkeit, dass man die allgemeine Gesetzmäßigkeit des gestaltlichen Geschehens, sei sie nun chemisch-physikalisch oder vitalistisch, einst ermitteln könne, bleiben natürlich die »spezifischen Lebensformen« in ihrer typischen Kombination gegebene hinzunehmende Data, wie ich oft ausführte. Haben wir doch auch die allgemeine Gesetzmäßigkeit des Geschehens im Anorganischen, also z. B. des thermischen, des elektrischen Geschehens ermitteln können, obwohl uns die spezifischen anorganischen Stoffe mit ihren thermischen und elektrischen Konstanten gegebene Data bleiben.

Rangunterschied dieser Forschungsmittel um so deutlicher hervortrete. Obwohl wir unser Augenmerk besonders auf die entwicklungsphysiologische Forschung richten werden, sollen doch auch andere Gebiete der Biologie kurz in den Kreis der Betrachtung gezogen sein.

Um an eben Gesagtes anzuknüpfen, so konnte z. B. nur der Versuch die Unabhängigkeit der Mundbildung bei Echiniden von der Anwesenheit des Darmes darthun, und aus bloßer Beobachtung hätte man hier wegen des »normalen« Zusammenpassens von Mund und Darm wohl »schließen« können, dass etwa ein vom Darm ausgehender Berührungsreiz im Ektoderm die Mundbildung auslöse.

Um uns sodann einem gerade jetzt viel diskutirten Thema zuzuwenden, so haben die Versuche über die prospektive Potenz der Blastomeren gezeigt, dass im Gebiet der Entwicklungsphysiologie nicht nur zur Ermittlung wahrer Causalität, sondern, wie gesagt, sogar schon zur Ermittlung bloß funktioneller Abhängigkeitsverhältnisse, ohne Kenntnis der »Regel«, nach welcher Abhängigkeit statt hat, das Experiment nicht als Hilfsmittel zu entbehren ist. Aus reiner Beobachtung hätte man auf unbedingte »Spezifikation der Furchungszellen« schließen müssen, manche Forscher (ZUR STRASSEN, JENNINGS) haben das in gewisser Weise ja noch neuerdings, wie ich denke mit Unrecht, gethan. Der Versuch lehrte hier das Falsche dieser Lehre als allgemeiner Doktrin, er lehrte zugleich eine gewisse beschränkte Beziehung der plasmatischen Eiorganisation zur späteren Organbildung kennen, damit allerdings, wie gesagt, zunächst noch weniger ein causales, als vielmehr ein bloß lokales Verhältnis ermittelnd.

Bezüglich der Entwicklung von Nerven und Muskeln beruhigt sich der deskriptive Forscher dabei, dass diese beiden eben so entstehen, dass sie immer zusammen passen; will er etwas Besonderes sagen, so sagt er wohl, das sei »Vererbung«. Wenn nun HERBST¹⁾ glaubt, hier einen Fall von »Tropismus« vermuthen zu dürfen, das heißt einen Fall der allgemein bekannten Erscheinung, dass wachsende Organismen oder Organismentheile auf eine »Reizquelle« zuwachsen, so ist mit dieser Vermuthung einer »causalen« Auffassung die Hand gewiesen. Denn wenn durch den Versuch oder das Studium von Missbildungen diese Vermuthung einmal zur Sicherheit werden würde, so wird es wohl von Keinem gelengnet werden, dass man hier mehr gewonnen hätte, als durch eine auch noch so genaue Schilderung einer sich bietenden reinen Beobachtung.

¹⁾ Biolog. Centralbl. XIV. pag. 800 ff.

Für die Mesenchymzellen von Echinus wies ich¹⁾ eine solche Bewegung auf eine Reizquelle (hier eine »Taxis«) durch Versuch nach: ganz unserer Definition des Experiments entsprechend variierte ich hier bewusst ein Element der zu studirenden Vorgänge, erst durch diese bewusste Isolirung war ein causaler Schluss möglich. Wo ist der Forscher, welcher leugnen möchte, dass meine Versuche mehr lehren als die bloße Schilderung: »die Mesenchymzellen begeben sich an bestimmte Stellen des Ektoderms«. Nach welcher Regel sie sich bewegen, das eben gab ich an, womit nicht gesagt sein soll, dass meine Versuche etwa etwas endgültig Definitives geleistet hätten; aber etwas provisorisch Definitives haben sie geleistet, ebenso wie die LOEB'schen Versuche über Heliotaxis.

HERTWIG meint, im Gebiet der Lehre von der Circulation sei es gezeigt worden, dass reine Beobachtung sogar mehr leisten könne als der Versuch; die einfache Beobachtung einer Froschlarve unter dem Mikroskop belehre über die Richtung der Blutbewegung besser als die complicirten Versuche früherer Autoren. Es ist aber zu erwägen, dass »causales« Verständnis hier überhaupt nicht in Frage kommt, vielmehr nur die Konstatirung einer unanalysirten Thatsächlichkeit. Überhaupt ist es ja klar, dass vor jedem Versuch das Versuchsobjekt hinreichend deskriptiv bekannt sein muss und wir wollen nichts weniger, als hier die große Bedeutung guter Beobachtung als Vorarbeit für causale Forschung herabsetzen. — Ob andererseits für ein causales Verständnis der Blutbewegung reine Beobachtung ausreichen möchte, für eine Ermittelung der Regeln, der Naturgesetze, nach denen sie verläuft, das dürfte wohl HERTWIG selbst bezweifeln. —

Oft kann eine bloß beobachtete, rein temporale oder lokale Funktionalabhängigkeit allerdings zugleich causale Erkenntnis erwirken, nämlich dann, wenn sich das Beobachtete im Einzelnen mit Experimentalergebnissen deckt, und hinreichender Grund vorliegt, in der Beobachtung und im Experiment gleiche Umstände zu vermuthen. So sind die astronomischen Gesetze allerdings, wie HERTWIG sagt, durch bloße Beobachtung gewonnen, aber er vergisst hinzuzufügen, dass diese Beobachtung mit den Ergebnissen der Experimentalmechanik mathematische Identificirung gestattete. Darauf allein beruht die Sicherheit des Schlusses hier. — BERTHOLD und seine Nachfolger haben die Kenntnis des Antheils der Oberflächenspannung

¹⁾ Dieses Archiv. III. 3.

am organischen Gestalten ebenfalls auf Grund solcher Analogie mit anders gewonnenen Experimentalergebnissen gewonnen. —

Die Lehre von der Befruchtung ist nach HERTWIG besonders geeignet, den Werth bloßer Beobachtung für Ergebnisse allgemeiner Bedeutung darzuthun: dass ein Samenfaden ins Ei eindringt, dass sein Kopf sich zum Kern gestaltet etc. etc. hat Alles reine oder doch vergleichende Beobachtung gelehrt. Die Sachlage zugegeben und alle Achtung vor den Männern, die solches ermittelten: aber war hier nicht doch eine gewisse experimentelle Komponente in der Methode, indem man doch »künstliche« Befruchtung ausgeführt hatte?

Oder, als Kontrast, wenn man das nicht zugeben wollte: hat man in der Befruchtungsthat sache denn mehr als eine sehr allgemeine »Thatsache«, hat man überhaupt in ihr eine causale Aufhellung? Nach welcher Regel verläuft das Geschehen? Man könnte wohl nur sagen: nach der »Befruchtungsregel«. Solche Erfindung von »Naturgesetzen« für einen einzigen Fall von Abhängigkeitsart verwirft aber HERTWIG selbst mit Recht.

Sobald man ein wenig ins Detail der Befruchtungsvorgänge eintritt, zeigt es sich deutlich, dass man schon der komplexen Natur des hier waltenden Abhängigkeitsverhältnisses wegen durch die Beobachtung nur eine sehr allgemeine Thatsächlichkeit ermittelte.

Was bedingt die Strahlung und weiter die Spindelbildung im befruchteten Ei? so fragte man sich; warum theilt sich das unbefruchtete Ei nicht? etc.

Hier bei Beginn analytischer und wahrhaft causaler Betrachtung zeigte es sich nun gleich, dass man durch das Experiment allein weiter kam. So konnte aus bloßer Beobachtung des Normalen wohl vermuthet, aber nicht bewiesen werden, dass vom Centrosom Strahlung und Spindelbildung ausging: BOVERI's Beobachtung der »partiellen Befruchtung« (eines »Natur-experiments« — ROUX) und die bekannten Zellenversuche der Gebrüder HERTWIG bewiesen aber diese Vermuthung; auch hier also war schon zu bloßer Konstatirung des analysirten Thatsächlichen der Versuch nöthig, gerade wie bei den Versuchen über die Prospektivität der Blastomeren: auch hier brauchte man schon ihn bei bloßer analytischer Vorarbeit zu causaler Forschung. —

Wir halten also dafür, dass für die Zwecke einer causalen Biologie und speciell Morphologie das Experiment das einzige universelle technische Hilfsmittel ist; Beobachtung muss ihm vorhergegangen sein, denn wer Versuche anstellt, muss sein Versuchsobjekt kennen. Das

Experiment ist das unschätzbare Hilfsmittel der Entwicklungsphysiologie desshalb, weil uns die Entwicklungsphänomene noch mehr als die Phänomene in der anorganischen Natur in einer außerordentlich complicirten Verbindung und Verflochtenheit elementarer oder vorläufig elementarer Größen entgegentreten: wir müssen die Elemente bewusst variiren, isoliren und kombiniren können, um über ihren Causalzusammenhang Kenntniss zu erhalten, ja schon zu bloßer analytischer Vorbereitung zu solcher zukünftigen Kenntniss kann, wie wir sahen, der Versuch unentbehrlich sein.

In Hinsicht der Bedeutung des Experiments kann ich mich also nicht mit den Erörterungen in HERTWIG's neuer Schrift einverstanden erklären, so sehr ich deren übrigen Inhalte beistimme; er würdigte, so denke ich, das Experiment nicht genügend, d. h. nicht höher als die bloße Beobachtung, weil er den Begriff des Causalen zwar richtig definirte, aber nicht sachgemäß anwandte¹⁾. —

Neben der klaren Verfolgung der Entwicklungsphysiologie als einer selbständigen Disciplin schätze ich eben dieses als großes Verdienst ROUX's, dass er zuerst, neben PFLÜGER, bewusstermaßen den Versuch in der thierischen Morphologie anwandte und in systematischer Weise mit Hilfe desselben vordrang. Wenn ich leider die Mehrzahl der ROUX'schen Schlussfolgerungen und Theorien für hinfällig halten muss, so kann das an meiner Würdigung dieser seiner Verdienste nichts ändern.

Neapel, den 1. Februar 1897.

¹⁾ Es soll hier am Schlusse besonders betont sein, dass HERTWIG sich dagegen verwahrt, das Experiment gering zu achten; er zählt vielmehr eine große Zahl von ihm »als glänzende Entdeckungen geschätzter« Experimentaluntersuchungen auf und hat sich ja bekanntlich, wie wir Eingangs bereits betonten, selbst wiederholt experimentell bethätigt; nur als ein im Range höheres Forschungsmittel im Vergleich zur Beobachtung will er den Versuch nicht gelten lassen. Sollte er nicht vielleicht uns beige stimmt haben, wenn er eine Analyse der von ihm »geschätzten« auf pag. 79 und 80 namhaft gemachten Experimentalresultate versucht hätte? Wenn er sich gefragt hätte, warum er gerade sie »schätzt« und ähnliche selbst ausführte? Leider hat er das unterlassen; er hätte sonst, dünkt mich, erkennen müssen, dass es sich gerade bei diesen Resultaten um Ermittlungen handelt, die nur mit Hilfe des Versuchs überhaupt zu gewinnen waren, weil — sie im KANT-SCHOPENHAUER'schen Sinne causale oder doch auf Causalitätserkenntnis hinzielende Ermittlungen sind. Durch solche Analyse hätte er dann wohl auch selbst eingesehen, dass er, wie oben bemerkt, den Causalbegriff zwar auf pag. 41 und 50 mit SCHOPENHAUER's Worten zutreffend definirt, aber auf pag. 67 unzutreffend anwendet. —

Neuere Beiträge zur exakten Morphologie in englischer Sprache.

III. (1896.)

Kritisches Referat

von

Hans Driesch.

Eingegangen am 5. Februar 1897.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Entwicklungsanalytische Beiträge	144
1. Arbeiten über Zellenfolge (Cell-Lineage)	144
a. F. R. LILLIE, The embryology of the Unionidae	145
b. C. A. KOFOID, On the early development of Limax	145
c. W. E. CASTLE, The early embryology of Ciona intestinalis	146
d. J. P. McMURRICH, Embryology of the Isopod Crustacea	146
2. Arbeiten über Furchung mit gelegentlichen Experimenten	147
a. A. C. EYCLESHYMER, The early development of Amblystoma	147
b. C. O. WHITMAN and A. C. EYCLESHYMER, The egg of Amia and its cleavage	147
3. HERBERT S. JENNINGS, The early development of Asplanchna Her- rickii de Guerne	148
Beobachtungen	149
A. Theilungsrichtungen	149
B. Größe der Theilungsprodukte	150
C. Änderung der Zellenform	150
D. Intracelluläre Wanderungen	151
E. Gesamtform des Keimes	151
F. Gastrulationsvorgang	151
Schlussfolgerungen	151
A. Zelltheilungsgesetze	151
B. Wesen der Furchung	154
C. Gastrulation als Theil der Furchung	154
[Erörterungen und Zusätze]	155
[I. Das Princip der kleinsten Flächen]	155
[II. Furchung und Organbildung].	158

	Seite
[III. Intracelluläre Stoffwanderungen].	159
[IV. »Dotter«]	159
[V. Furchungsmosaik und Differenzirungsmosaik]	159
4. WILLIAM PATTEN, Variations in the development of <i>Limulus polyphemus</i>	161
5. F. R. LILLIE, On the smallest parts of <i>Stentor</i> capable of regeneration	162
6. E. B. WILSON, The cell in development and inheritance	163
B. Variationsanalytische Beiträge	166
1. E. WARREN, Variation in <i>Portunus depurator</i>	166
2. A. AGASSIZ and W. McM. WOODWORTH, Some variations in the genus <i>Eucope</i>	166
(Arbeiten in englischer Sprache, welche in diesem Archiv erschienen sind, sind nicht referirt oder erwähnt worden.)	

A. Entwicklungsanalytische Beiträge.

1. Arbeiten über Zellenfolge (Cell-Lineage).

Unter diesem Gesamttitel seien eine Anzahl von Arbeiten (theilweise aus früheren Jahren) namhaft gemacht, die es sich, nach dem Vorbilde WHITMAN's und E. B. WILSON's, zur Aufgabe stellen, die ersten Entwicklungsvorgänge von Organismen bis zur Anlage der wichtigsten Organsysteme Zelle für Zelle zu verfolgen und diese so auf bestimmte Blastomeren zurückzuführen.

Wennschon sie rein deskriptiven Charakters sind, liefern sie doch der Reflexion und vielleicht auch einmal dem Versuch ein reiches Material. Es würde hier indessen zu weit führen, auf den Inhalt dieser Arbeiten im Einzelnen einzugehen, daher seien nur solche Daten oder Äußerungen aus ihnen mitgetheilt, welche auf bestimmte Fragen der allgemeinen Entwicklungsphysiologie direkt Bezug haben und auch das nur, so weit die Autoren selbst es betonten.

Sichere Einsicht in die Gesetzlichkeit des Geschehens lässt sich aus bloßer Beschreibung von Vorgängen ja höchstens in negativer Hinsicht gewinnen; das heißt, es können höchstens angeblich gefundene »Gesetzlichkeiten« durch sie als nichtig nachgewiesen werden, um aber Gesetzlichkeiten, d. h. allgemeine konstante Abhängigkeitsverhältnisse gewisser Vorgänge oder Zustände *B* von gewissen Vorgängen oder Zuständen *A* positiv zu finden, dazu ist es nöthig, die Vorgänge oder Zustände *A* bewusst zu variiren, was eben im Experiment geschieht¹⁾.

¹⁾ Diese Sätze waren niedergeschrieben, ehe O. HERTWIG's Aufsatz »Mechanik und Biologie« erschien; durch diesen wurde ich veranlasst, ihren Inhalt noch etwas weiter auszuführen, was in dem in diesem Heft enthaltenen Artikel: »Über den Werth des biologischen Experiments« geschehen ist.

a.

F. R. Lillie.

The embryology of the Unionidae. Journ. Morph. X. pag. 1 ff.

Polarität ist am ungefurchten Ei deutlich ausgeprägt.

Besonderheiten der Furchung werden als Folge frühzeitiger Sonderung von Organen oder Geweben in besonderen Blastomeren aufgefasst. Diese Sonderung hängt wieder von den Bedürfnissen des Embryo ab, der z. B. früh eine große Schalendrüse braucht. Die Besonderheiten der Furchung können als Abglanz (reflection) des Baues des Glochidium bezeichnet werden, dessen Organisation das werdende Material kontrolliert und formt.

Diese (ziemlich wörtlich übersetzten) Ausdrücke können Manches bedeuten, sie sind sehr allgemein gehalten. Dass Verf. damit nur eine Beschreibung des Sachverhalts in teleologischer Form geben will, erhellt aus folgendem Satz:

Früher habe man jede Ungleichheit der Produkte bei der Furchung auf »Nahrungsdotter« bezogen; jetzt müsse man aber allgemeiner sagen: ungleiche Furchung hängt von der Konstitution des Eies, von Besonderheiten seiner plasmatischen Struktur ab.

Die üblichen mechanischen Erklärungen der Richtung der Spindel und damit der Theilungswand in Zellen genügen nicht; so wandert z. B. der Kern des ersten Somatoblasts bei Unio an der Peripherie seiner Zelle herum, fünfmal eine kleine Zellenknospe abgebend, um sich schließlich in die Mitte zu begeben (pag. 46); es ist klar, dass das mit keinem der üblichen Zelltheilungsgesetze harmoniert.

b.

C. A. Kofoid.

On the early development of Limax. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. XXVII. pag. 34 ff.

pag. 104 ff. werden einige Versuche mitgetheilt, die aber nicht an Limax, sondern an den Süßwasserformen Amnicola limosa und Physa heterotropa angestellt sind. Von den Hälften eines und desselben Laichs wurde im Stadium mit maximal ausgebildeter Furchungshöhle (vier Zellen) die eine im Süßwasser belassen, die andere in eine 0,10 oder 0,19 % ige Salzlösung gebracht. In der Salzlösung verschwand zuerst die Furchungshöhle, dann trat sie zwar wieder auf, aber nie in der Größe, wie bei den im Süßwasser verbliebenen Eiern; vielmehr besaß sie nur etwa den halben Durchmesser.

Verf. glaubt damit den Unterschied in der Ausbildung der Furchungshöhle bei Keimen mariner und im Süßwasser lebender Gastropoden erklären zu können. [¹) Derselbe wäre also kein ererbter, sondern ein vom Medium jedes Mal abhängiger.] Mit den geschilderten Befunden harmoniren Versuche GRUBER's an Protisten: Formen, die sowohl im See- wie im Süßwasser vorkommen, erhielten bei Übertragung aus ersterem in letzteres ein reicher vacuolisirtes Protoplasma. [Solche Erscheinungen dürften ganz allgemein sein, vgl. die Resultate LOEB's und des Ref. an in konzentriertes oder verdünntes Seewasser gebrachten Seeeggeiern.]

c.

W. E. Castle.

The early embryology of *Ciona intestinalis*, Flemming (L.).
Ebenda. Vol. XXVII. pag. 201 ff.

Die Ascidien sind bekanntlich Hermaphroditen. Verf. erhielt bei Selbstbefruchtung nur etwa 10%, bei Kreuzbefruchtung über 90% sich entwickelnder Larven.

[Ref. erhielt früher und auch jetzt wieder sein Versuchsmaterial von *Phallusia mammillata* und einer *Cynthia* stets durch Selbstbefruchtung und stets waren fast alle Eier voll entwicklungsfähig, nach Schätzung sicher über 90%.]

Eine Achse ist am unbefruchteten Ei ausgebildet; die zweite Achse und damit die Bilateralitätsbestimmung hängt vielleicht von der Eintrittsstelle des Spermatozoon, welche stets ventral excentrisch liegt, ab; das spätere Hinterende des Embryo würde an demjenigen Pol dieser zweiten Achse liegen, welcher der Eintrittsstelle desselben am nächsten liegt. Diese Bemerkungen sind mit Reserve ausgesprochen und aufzunehmen²).

d.

J. P. McMurrich³).

Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. Morph. XI. 1.

Erwähnt sei (pag. 98) die Ansammlung des peripheren Plasmas um einen Pol des befruchteten Eies [ähnlich wie CHUN es bei *Ctenophoren* beobachtete; in beiden Fällen wissen wir nicht, ob eben dieser Pol etwa

¹) Zusätze vom Referenten wie sonst in [].

²) Vgl. die ähnlichen Befunde ROUX's und des Referenten Behandlung des Problems in diesem Archiv. IV. pag. 90 ff.

³) Vom gleichen Verfasser sei der Aufsatz »Cell Division and Development«. Biol. Lect. Woods Holl. 1894 zur Lektüre empfohlen. Derselbe eignet sich schlecht zu einem kurzen Referat.

erst durch die Befruchtung geschaffen ist, oder ob er schon vorher existirte, und der Befruchtungsvorgang nur die Wanderung des Plasmas in Gang setzte¹⁾).

Ferner sei auf eine (auch bei WILSON, s. u., namhaft gemachte) Beobachtung hingewiesen: bei *Cymothoa* liefern die Mesoblastpolzellen 16, die Ektoblastpolzellen 32 (oder 33) Tochterprodukte, wenigstens so lange sie sich als echte Teloblasten theilen (später zerfallen sie in kleine Zellen): die so entstandenen 16 Zellgruppen liefern nun später die letzten 16 Segmente des Embryo, so dass also jede einzelne Theilung der Mesoblastzellen zusammen mit je zwei Theilungen der Polzellen des Ektoblast immer das Material für je ein Segment liefert. [Eben dieses numerisch fest geregelte Verhältnis verdient Beachtung.]

2. Arbeiten über Furchung mit gelegentlichen Experimenten.

Die beiden in diese Kategorie zusammengestellten Arbeiten beschreiben die Furchung der betreffenden Formen genau, aber im Gegensatz zu denen der vorhergehenden Abtheilung, ohne Beziehung zur Organanlage.

a.

A. C. Eycleshymer.

The early development of Amblystoma, with observations on some other Vertebrates. Journ. Morph. X. pag. 343 ff.

Einige Versuche über den Einfluss von Druckwirkungen auf die Furchung ergaben keine konstante Beziehung zwischen Druck- und Theilungsrichtung.

Extraovate, die auf dem zweizelligen Stadium gewonnen waren, entwickelten sich [offenbar doch, nachdem ein Kern in sie eingewandert war] bis zu Blastulis.

Es existirt keine feste Beziehung zwischen den ersten Furchen und der Mediane.

Alle Versuche sind sehr aphoristisch mitgetheilt.

b.

C. O. Whitman and A. C. Eycleshymer.

The egg of *Amia* and its cleavage. Journ. Morph. XII. pag. 309.

Das Ei ist ellipsoidisch mit polarer Differenzirung; es kann in beliebige Richtung zur Schwerkraft gebracht werden, ohne dass die Furchung gestört

¹⁾ Conf. meine »Organisation des Eies«. Dieses Archiv. IV. pag. 95.

oder modifiziert wird¹⁾ [die Differenz der spezifischen Gewichte der verschiedenen Dottersubstanzen ist also nicht, wie beim Amphibienei, groß genug, um Drehungswiderstände zu überwinden, sie bewahren in jeder Richtung zur Gravitation ihre ursprüngliche relative Lage].

Es existiert keine feste Beziehung der Mediane zu den ersten Furchen.

3.

Herbert S. Jennings.

The early development of *Asplanchna Herrickii* de Guerne.

Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. XXX. pag. 1 ff.

Wir behandeln diese wichtige Arbeit gesondert und eingehender als die bisher betrachteten, weil sie, obschon sich lediglich der analytischen Beschreibung als Methode bedienend, doch nicht, wie die unter 1. aufgeführten Studien, diese Beschreibung mehr oder weniger ihrer selbst willen übt, sondern alles Geschehene auf gewisse Fragen allgemeinerer Bedeutung bezog. Wenigstens gilt das von ihrem ersten Theil, der allein uns hier angeht. J. hat die Furchung und Gastrulation eines Rotators aus der Gattung *Asplanchna* Zelle für Zelle verfolgt, weniger um im Sinne der »Cell-Lineage«-Arbeiten die Beziehung der Blastomeren zu späteren Organanlagen zu ermitteln, als vielmehr um der Bildungsweise dieser Zellen selbst willen; seine Arbeit ist ein Seitenstück zu derjenigen ZUR STRASSEN's über *Ascaris*. Es mag hier deshalb besonders bemerkt sein, dass die Arbeit von JENNINGS in ihrer Eigenart zwar der Zeit nach später als diejenige ZUR STRASSEN's erschienen, aber doch von ihr völlig unabhängig, nicht von ihr beeinflusst ist.

J. will Furchungsgesetze und Beziehungen zwischen Furchung und Gestaltbildung ermitteln. Im Besonderen wünscht er zu erfahren, wovon a) die Richtung der Spindelstellung, b) die relative Größe der Theilungsprodukte, c) die relative Schnelligkeit der Furchung in verschiedenen Zellen abhängt; er will ferner wissen, ob Zelltheilung ein direkter formbildender Faktor ist, oder ob die formbildenden Prozesse von Faktoren abhängen, die erst in Aktion treten, nachdem die Furchung beendet ist. Zu diesen Zwecken eben studirt er die Entwicklung von *Asplanchna* »so weit, wie die Zellen Einheiten für die Beobachtung sind«, zerlegt er sie »into the simplest factors possible«. — Alle Beobachtungen geschahen an konservirtem Material.

¹⁾ Conf. auch B. DEAN, The early development of *Amia*. Quart. Journ. 35. pag. 413 ff.

Verf. beginnt damit, alle vorhandenen Ansichten, welche auf die von ihm zu prüfenden Fragen Bezug haben, aufzuzählen. Bezüglich der Richtung der Spindelstellung und der Theilungswand kommen hier bekanntlich BERTHOLD, HERTWIG, SACHS, PFLÜGER, ROUX u. A. in Betracht. Verschiedenheiten in der Größe der Theilprodukte und in der Geschwindigkeit der Theilung setzte man ziemlich übereinstimmend auf Rechnung des »Nahrungsdotters«. Über die differenzirende Bedeutung der Furchung äußerten sich in verschiedenem Sinne ROUX, DRIESCH, E. B. WILSON und O. HERTWIG.

Wir gehen nunmehr dazu über, den Inhalt derjenigen Abschnitte der vorliegenden Schrift darzustellen, welche die empirischen und erschlossenen Resultate der Untersuchung enthalten. J. selbst hat ein ziemlich eingehendes Résumé derselben am Schlusse seiner Arbeit gegeben. Wir werden am besten thun, dieses Résumé hier frei übersetzt wiederzugeben, werden es aber übersichtlicher gliedern, als es von J. geschehen ist, und werden auch einige Zusätze aus dem Haupttext der Arbeit entnehmen, da, wo uns solches von Nutzen scheint. Auf der anderen Seite werden wir uns gewisse geringfügige Kürzungen der Zusammenfassung des Autors gestatten.

Beobachtungen.

A. Theilungsrichtungen.

1. Bei vielen Theilungen während der Furchung des Eies von *Asplanchna* liegt die Spindel in der kürzesten Achse der Zelle, in der Richtung größten Drucks, und resultirt eine Theilungswand *maximae areae*. (Die ersten drei Gesamtfurchungen und viele spätere Einzeltheilungen verhalten sich jedoch nicht so.)

2. Von den Ektomeren theilt sich jede Zelle eines bestimmten Quadranten in derselben Richtung wie die korrespondirende Zelle der anderen Quadranten. Umgekehrt: Zellen von gleicher Form und mit ähnlicher Nachbarschaft können sich in geradezu entgegengesetzten Richtungen theilen, wenn sie verschiedenen Lagen oder Reihen (*layers or series*) angehören. Im Allgemeinen ist die Furchung durch große Regelmäßigkeit in der Vertheilung der Spindelrichtungen bei großer Variation in der Form der Zellen ausgezeichnet.

3. Die Entodermzelle — es ist ursprünglich nur eine — verhält sich wie die anderen Zellen, so lange sie außen liegt; nach ihrem durch Verschiebungen vermittelten Einschlusse, sobald sie also in neue Lagebeziehung zur Embryonalachse kommt, ändert sich ihr Furchungsplan.

15¹⁾. Überhaupt hat passive Lageveränderung einer Zelle zur Eibachse eine Änderung der Spindelstellung in ihr bezüglich derselben im Gefolge.

4. Alle Theilungen der Ektomeren geschehen bis in späte Zeit hinein entweder äquatorial oder meridional, woraus folgt, dass jede Spindel senkrecht oder parallel zu der vorhergehenden gestellt ist.

5. Es existirt aber kein regelmäßiger Wechsel der Spindelrichtung. Für drei oder mehr Generationen können äquatoriale oder meridionale Spindeln einander folgen.

6. Die Stellung der Sphären unmittelbar nach ihrer Trennung bestimmt nicht immer die definitive Richtung der Spindel. Solche wird oft (nicht immer) erst durch eine nachträgliche Drehung erreicht.

7. Es existirt kein regelmäßiger Drehungswinkel (HEIDENHAIN).

8. Stellung und Bewegung der Sphären im Ruhestadium scheint zum Theil von der Form der Zelle abzuhängen.

9. Die Drehung der Spindel zur definitiven Lage (cf. 6) geschieht aber oft aus der größten in die kleinste Zellachse, also auch aus der Richtung geringsten Drucks in diejenige größten.

10. Die Zellenform harmonirt oft nicht mit dem Minimalflächenprincip.

B. Größe der Theilungsprodukte.

11. Viele Theilungen sind inäqual, oft in erheblichem Grade, aber es ist keine Beziehung zu Dotteransammlungen sichtbar. Bei ungleicher Theilung ist die Sphäre des kleineren Produkts kleiner.

12. Die Theilungsfolge ist innerhalb enger Variationsgrenzen konstant und zeigt keine Beziehungen zur Dottervertheilung. Im Allgemeinen theilen große Zellen sich rascher, aber nicht immer lässt sich eine Beziehung zwischen Größe und Theilungsgeschwindigkeit der Zellen auf finden.

C. Änderung der Zellenform.

13. Im Ruhestadium sind die Zellen anscheinend passiv und nehmen eine ihnen von der Umgebung aufgezwungene Form an. Mit der Theilung runden sie sich, das Cytoplasma sucht sich zur Spindel symmetrisch zu gruppieren und die Zelle verlängert sich in der Richtung der Spindel. [Wichtig für HERTWIG's Regel.]

14. Gewöhnlich, aber nicht immer, liegt, wie ROUX wollte, die Spindel entweder in der längsten oder in der kürzesten Achse der Zelle;

¹⁾ Die vorgesetzten Zahlen sind diejenigen der Originalarbeit (pag. 106—110). Wegen der von mir vorgenommenen geringfügigen Umgruppierungen und Auslassungen bilden sie hier keine durchaus fortlaufende Reihe.

aber das ist bei *Asplanchna* offenbar eine Folge jener Umgruppierung des Cytoplasmas um die Spindel, nicht umgekehrt.

D. Intracelluläre Wanderungen.

16. Während der Furchung sammelt sich ein Körnerhaufen in einem Theil der Zelle, welche das Entoderm bilden soll, an; derselbe biegt sich von ihrer vorderen und ventralen zu ihrer hinteren und dorsalen Seite und sondert sich bei der siebenten Furchung in der kleineren Entodermzelle [deren näheres Schicksal leider unbekannt ist] ab.

E. Gesamtform des Keimes.

17. Das Ei bewahrt seine ellipsoidische Gesamtform durch die ganze erste Entwicklung hindurch; in dieser Form gleiten die Blastomeren während der Furchung mannigfach umher. Nie überragt eine Blastomere die Peripherie; stets berühren sich dieselben mit breiten Flächen. Das Bewahren der Gesamtform kann nicht auf Rechnung eines einfachen mechanischen Faktors gesetzt werden; die Existenz etwa einer unelastischen Membran kann, abgesehen davon, dass sie nicht zu sehen ist, schon desshalb nicht angenommen werden, weil bei dem Rotator *Callidina* das Ei (nach ZELINKA) eine ähnliche ellipsoidische Form besitzt und auch lange Zeit bewahrt, bisweilen aber pseudopodienartige Fortsätze über die Oberfläche hinaussendet. — Oberflächenspannung oder eine centrale Attraktion würden natürlich Kugelform herstellen.

F. Gastrulationsvorgang.

18. Die Gastrulation ist eine Begleiterscheinung und Folge der Furchung; sie ist bedingt durch eine Zellenrotation, wie sie auch sonst vorkommen; so gelangt erst eine, dann mehrere Zellen ins Innere des Keimes. Ihre Voraussetzung ist das in 17 geschilderte Bewahren der Gesamtform des Keimes.

Schlussfolgerungen.

A. Zelltheilungsgesetze.

20. Aus 1, 2, 3, 5, 7 und 9 folgt, dass die Theilungsrichtung nicht durch einfache mechanische Formfaktoren bestimmt wird. Im Besonderen harmonirt die Furchung des *Asplanchna*-Eies nicht mit den von HERTWIG, BERTHOLD und PFLÜGER aufgestellten Regeln, wobei hervorgehoben zu werden verdient, dass BERTHOLD¹⁾ sein Minimalflächenprincip

¹⁾ Ähnlich sprach sich, im Anschluss an BERTHOLD, früher und neuerdings wiederholt der Referent aus. Von ROUX sind meine Äußerungen trotz gegen-

gar nicht als im strikten Sinne für lebende Wesen gültig, sondern gleichsam als allgemeinen Rahmen oder Grenzfall des Geschehens an ihnen hinstellte und selbst zahlreiche Ausnahmen namhaft machte. Er selbst wies darauf hin, dass oft die »Symmetrieverhältnisse der Zellen von der äußeren Form vollständig unabhängig werden«.

21. Aus 11 geht hervor, dass Gleichheit oder Ungleichheit der Furchung nicht auf Rechnung eines einfachen Faktors zu setzen ist.

22. Aus 12 folgt ferner, ebenso wie aus der Furchung vieler anderer Wirbellosen, dass ein einfacher Faktor, wie etwa die Anwesenheit von mehr oder weniger Nahrungsdotter, die Zeitfolge der Furchungen nicht erklärt.

23. Aus 15 und dem Schluss von 14 geht hervor, dass die Spindelstellung nicht vom Ei als Ganzem, von seinen Achsenverhältnissen abhängt, sondern in jeder Zelle besonders bestimmt wird. Doch kann diese Folgerung, nach Verf., nicht als ganz gesichert gelten (vgl. 3 und 4).

Es erscheint uns hier am Platz, eine einzelne Beobachtungsreihe des Haupttextes eingehender zu schildern (pag. 63).

Bei der siebenten Theilung beobachten wir einen seltsamen Fall von Theilungsrichtungen. Die Mitte des Embryo, seine »Dorsal« und »Ventral« trennende Umfangslinie, wird umgeben von zwei Reihen zu je acht Zellen, alle von gleicher Form und Größe; die dorsale Reihe bilden die Blastomeren $a^{7.6}$ — $d^{7.6}$ und $a^{7.8}$ — $d^{7.8}$, die ventrale $a^{7.5}$ — $d^{7.5}$ und $a^{7.7}$ — $d^{7.7}$. In beiden Reihen sind alle Zellen bis auf eine ($d^{7.7}$ und $d^{7.8}$) stark dorsoventral abgeflacht, so dass ihre seitliche Ausdehnung weitaus die größte

theiliger Versicherung (z. B. dieses Archiv. IV. pag. 343) immer noch nicht genügend beachtet und wiedergegeben worden, so dass er immer noch denkt, mir etwas wesentlich Neues zu sagen und gegen mich polemisieren zu können.

Biol. Centr. XII. pag. 534 (1892) steht z. B. folgender Satz von mir: »Das Princip der Minimalflächen erleidet nun zwar eine Reihe von Ausnahmen. Man darf aber nicht vergessen, dass die Summe der Flächen ein Minimum sein soll, so weit es die Bedingungen des Systems, deren Natur gleichgültig ist, gestatten. Es könnten ja, wie auch BERTHOLD annimmt, andere Kraftäußerungen in Form solcher »Bedingungen« dazu kommen.« Ähnlich im Theil IV meiner »Studien« (Z. f. w. Z. LV. pag. 28/9), welche Ausführungen z. B. einst von O. HERTWIG sehr kritisch und sachgemäß erörtert, also doch wohl dem Verständnis zugänglich sind (Arch. mikr. Anat. XLII. pag. 683 ff.).

Roux hält sich immer daran, dass ich gelegentlich des Echinideneies, in meinen beiläufigen Mittheilungen über den Gegenstand, nie von Abweichungen vom Minimalprincip gesprochen habe, weil ich dort keine sah, und dass ich einst die Existenz der Vierflächenkante als unwahrscheinlich bezeichnete, die doch er selbst nie als definitives, sondern nur als Durchgangsstadium beobachtete.

ist. Wenn nun die Form der Zelle irgendwie die Spindelrichtung maßgebend bestimmte, so müsste diese in allen Zellen beider Reihen die gleiche sein. Es theilen sich aber im Gegentheil alle Zellen der dorsalen Reihe meridional und alle der ventralen Äquatorial; in jeder Zelle der dorsalen Reihe, mit Ausnahme von $d^{7,8}$, liegt also die Spindel in der größten Zellenachse, in jeder Zelle der ventralen aber, mit Ausnahme von $d^{7,7}$, in der kürzesten.

[Diese Thatsachen scheinen uns doch dafür zu sprechen, dass die Theilungsrichtungen durch die Lagebeziehungen zum Eiganzen, also nicht in jeder Zelle für sich, bestimmt werden. Freilich nicht vom Eiganzen der Form, sondern der Organisation nach. Ganze Zellreihen theilen sich unter sich gleich: wir denken, »weil« sie relativ gleiche Lagen im Ganzen haben; für jene dorsale und ventrale Kranzreihe wäre natürlich in Bezug auf einander die Lage im Ganzen verschieden. Dass Zellen nach großen Verschiebungen (cf. 15) keine Beziehung der Theilungsrichtung zur ursprünglichen Gesamttachse mehr aufweisen, darf uns nicht wundern: enthält jede doch gleichsam ein Stück der Gesamtorganisation des Keimes, was eben durch die Verschiebung zum Rest in andere Beziehungen gebracht wird, ohne darum aufzuhören, ein Organisationsbruchstück zu sein. Wir würden also (um an einen Ausspruch von J. anzuknüpfen) anzunehmen geneigt sein, dass eine Zelle jenes ventralen Kranzes bei *Asplanchna* mit einer solchen des dorsalen vertauscht, doch ihre ursprünglich vorgesehene Theilungsrichtung beibehalten würde. Alles in Allem würden wir also auch aus 15 nicht schließen, dass im strengen Sinne in der Zelle die Theilungsrichtung bestimmt wird; es sei denn, dass eine solche deplacirte Zelle zugleich durch Ansammlung und Separirung specifischer Eibestandtheile im Laufe der Furchung wesentlich specifisirt erscheint, wie bei *Asplanchna* die kleine Entodermzelle.]

24. Aus 5—9 ist zu entnehmen, dass das Problem der Bestimmung der Spindelrichtung in mehrere Unterfragen zerfällt, indem ja die anfängliche Trennungsrichtung der Sphären durch Drehung in eine andere definitive Stellung übergehen kann.

25. Aus 20—22 und 24 kann man schließen, dass die definitive Spindelrichtung und die Art der Theilung ursächlich durch unbekannte Vorgänge im Protoplasma bestimmt wird.

[Das ist auch unsere Ansicht, der wir hinzufügen möchten, dass wir dieses Unbekannte in der Organisation des Eiganzen wenigstens potentia gegeben sein lassen möchten. Es harmonirt zu der hier ausgesprochenen Ansicht des Verf. nicht recht, wenn er pag. 70 sich mit dem Roux'schen Begriff einer »immanenten Theilrichtungstendenz des Kerns« einverstanden erklärt. Wenn die Ursache der Richtungsbestimmung im Plasma liegt, ist sie doch dem Kern nicht »immanent«.]

26. In manchen Fällen ist experimentell eine Beeinflussung der Theilungsrichtung durch Druck etc. sicher, freilich auch mit Ausnahmen (ROUX, EYCOLESHYMER), beobachtet worden; die Erfahrung zeigt, dass man diese an sich klaren Befunde nicht verallgemeinern darf. Wir haben es bei allen diesen Erscheinungen mit Reizwirkungen zu thun, die stets von der specifischen Struktur des Plasmas abhängen und mit dieser wechseln; gerade so wie etwa die Erscheinungen des Helio- und Geotropismus. Es lässt sich daher so gut wie gar nichts Allgemeines über Theilungsgesetze sagen.

27. Die Theilungsart steht in Beziehung zu dem durch eine bestimmte Theilung zu erreichenden Zweck, zu den allgemeinen morphologischen Veränderungen im Organismus; bei Asplanchna speciell zur Gastrulation.

[Nr. 25 zeigt, dass der teleologische Ausdruck hier nur deskriptiven Sinn haben soll. Cf. auch pag. 1 das im Anschluss an LILLIE Gesagte.]

B. Wesen der Furchung.

28. Aus 16 geht hervor, dass Furchung nicht nur¹⁾ eine quantitative Theilung in einander ähnliche Einheiten ist; sie ist vielmehr von Entwicklungsprocessen begleitet, von denen einige direkt verfolgbar sind.

C. Gastrulation als Theil der Furchung.

29. Der Process der Gastrulation ist bei Asplanchna nicht von der Furchung zu trennen, sondern eine Begleiterscheinung und ein Resultat derselben. Er beginnt bereits bei der dritten Furchung und endet erst viel später als auf dem gewöhnlich als »Gastrula« angesprochenen Stadium.

[Dass die Gastrulation bei Asplanchna gewissermaßen ein Theil der Furchung ist, wird auch dadurch angezeigt, dass dieser Process hier wie die Furchung s. s. durch den Mangel von Wachsthum der einzelnen Zellen nach der jedesmaligen Theilung gekennzeichnet ist.]

30. Der Process hängt ab von a) der Eiform, b) den Theilungs-

¹⁾ Während J. sonst meine Äußerungen über in Rede stehende Gegenstände sachgemäß wiedergibt, ist pag. 79 ff. mit Unrecht gegen mich polemisiert, weil ich Anal. Theor. pag. 69 gesagt habe, es läge kein Grund vor, in der Furchung etwas Anderes als reine Zelltheilung zu sehen. In § 10 desselben Theils meiner Schrift hätte J. erschen können (pag. 94 ff.), dass jene generellen Ausführungen derselben auf die er sich beruft, von mir selbst als »Schema« bezeichnet werden und dass ich in eben diesem § 10 allem wirklich Beobachteten Rechnung trage. — Durch meine Schrift über die »Organisation des Eies« (dieses Archiv. IV. ist alles Weitere in dieser Sache erledigt und jedes Missverständnis über meine Ansichten wohl ausgeschlossen.

richtungen und der Größe der Theilprodukte, c) Formänderungen der Zellen. Alle diese Faktoren sind bedingt durch die unbekannte Struktur und Thätigkeit des Protoplasmas.

31. Alle ersten Entwicklungsvorgänge der Asplanchna hängen also einerseits von den Faktoren, welche die Gesamtteiform erhalten, und andererseits von specifischen Plasmaeigenschaften ab. Beides sind völlig unbekannte Dinge.

»Damit werden die causalen Bedingungen der Entwicklung vorzugsweise in das Molekulargeschehen verlegt und entzogen sich vor der Hand größtentheils unserer weiteren Erforschung.« (ROUX.)

[Den Begriff des »Molekulargeschehens« an dieser Stelle einzuführen scheint uns nicht unbedingt nöthig.]

[Erörterungen und Zusätze.]

[Im ersten dieser Sammelreferate wurde es als das Recht des Referenten in Anspruch genommen, die dargestellten Ergebnisse fremder Autoren nach seinem Dafürhalten zum Ganzen unserer Disciplin in Beziehung zu setzen. Bei einer so Vieles anregenden Arbeit, wie der von JENNINGS, wollen wir um so weniger von der Ausübung dieses Rechtes abstehen, und so seien denn, so weit das oben noch nicht geschehen, hier mehreren der vom Verf. berührten Punkte kurze ergänzende und erläuternde Betrachtungen beigelegt.]

I. Das Princip der kleinsten Flächen.

Bezüglich der Anordnung von Zellkomplexen haben die Untersuchungen von ZUR STRASSEN, ROUX und JENNINGS übereinstimmend ergeben, dass sich das Geschehen hier zwar im Großen und Ganzen im Bezirk der Oberflächenspannungsgesetze bewegt, dass diese aber nicht »rein« zum Ausdruck gelangen wegen der Ungleichheiten der den Komplex bildenden Einheiten (Zellen).

Dass Oberflächenspannung überhaupt immer nur im Stande sein kann, das Allgemeine einer Lebenskonfiguration zu erklären, nie das Besondere, habe ich schon 1892 deutlich ausgesprochen, wenn ich von »physikalischen Rahmen« sprach, »innerhalb dessen sich das vitale Geschehen abspielt«, wenn ich sagte: »eben nur über das Allgemeine wird etwas gesagt, nicht über das Besondere«. ROUX äußert sich (da er meine Aussagen nicht kennt, angeblich im Widerspruch zu mir) ganz ähnlich, wenn er sagt: »Ist nun (sc. durch die Abweichungen) bewiesen, dass den PLATEAU'schen Gesetzen kein Antheil an den organischen Gestaltungen zukommt? Das nicht; es ist bloß bewiesen, dass sie die organische Gestaltung nicht beherrschen und die specifischen Gestaltungen nicht her-

vorbringen und erhalten können. < Mit Recht nennt er ihre Wirkung »für die organische Gestaltung eine nebensächliche«, sie »vollzieht« nur dieselben.

Es sind in der That vielfache »Ausnahmen« vom Gelten »reiner« Kapillaritätsgesetze beobachtet worden, so von JENNINGS die oben genannten Flächen *maximae areae*, von ZUR STRASSEN Ähnliches, von ROUX, der am gründlichsten wohl dem Gegenstande nachging, die »Vierflächenkante« (zwar selten und nicht als definitives, aber doch als bis zu 35 Minuten währendes Übergangsstadium¹⁾, und außerdem viele Abweichungen in den vom »reinen« PLATEAU'schen Princip geforderten Winkeln und Größenverhältnissen.

Eine andere Frage ist die, ob es korrekt ist, hier von »Abweichungen« vom PLATEAU'schen Princip zu reden. Besagtes Princip gilt für in Bezug auf Kapillaritätsverhältnisse gleichartige Einheiten. Wenn nun Grund vorliegt, anzunehmen, dass die Elemente von Zellkomplexen nicht unter sich gleichartig sind, dann darf man doch das Inkrafttreten der Gesetze für Gleichartiges gar nicht erwarten und kann natürlich auch nicht sagen, dass diesen Gesetzen »widersprochen« würde; es gelten dann eben Anordnungsgesetze für bezüglich der Kapillarität ungleiche Einheiten, die, so viel mir bekannt, physikalisch noch gar nicht untersucht sind. Was wir hier konstatirt hätten, wäre eine Inkorrektheit im Ausdruck.

Dass die Blastomeren gefurchter Eier bei vielen Formen unter einander ungleich sind, ist bekannt; es gilt immer z. B., wenn sie sichtbar verschiedene Stoffe eingeschlossen enthalten, und mag auch sonst bisweilen gelten. Auch kann ein und dieselbe Zelle wegen lokalisirter sichtbarer oder unsichtbarer Einschlüsse an verschiedenen Orten der Oberfläche eine verschiedene Kapillaritätskonstante besitzen, und solche lokalisirte Verschiedenheit vermag sich wohl gar durch intracelluläre Stoffwanderungen typisch zu verändern, auch mögen (durch »vorzeitige Induktion«, cf. Anal. Theor. 1. I § 10 pag. 101) schon im Verlaufe der Furchung durch bestimmte Stoffe Umsetzungen eingeleitet und so neue typische Differenzen des Inhalts der Blastomeren, die sich auch in Änderungen der Kapillaritätsverhältnisse äußern könnten, geschaffen werden. Näheres dartüber ist freilich nicht bekannt und Vorsicht in Verwendung so problematischer Dinge geboten. Freilich sind bei anderen Eiern (bei Echinodermen und wohl auch beim Frosch) die Blastomeren unter einander nicht oder nur zum Theil verschieden, wenigstens liegt durchaus nichts vor, ihnen eine Verschiedenheit zuzuschreiben und wir halten es für irrig, wenn ROUX, seine qualitative Kerntheilungstheorie in die Behandlung des Gegenstandes hineinspielen lassend, es gleichsam von vorn herein annimmt,

dass alle Blastomeren individualisirt sein müssten¹⁾, dass hier von »zusammen passenden« und »nicht zusammen passenden« Elementen, von »nachbarlichen« Zellen und dergleichen Dingen geredet werden müsse oder könne.

Es ist ferner, denke ich, klar, dass — um den inkorrekten, aber kurzen Ausdruck einmal zu gebrauchen — »Abweichungen« vom PLATEAU-schen Princip auch dort zu erwarten sind, wo eines oder einige der Elemente geschädigt, die anderen normal sind. Solche geschädigte, pathologische Elemente, die durch die in ihnen statthabenden degenerativen chemischen Prozesse wesentlich different von normalen ungeschädigten Elementen waren, hat ROUX wahrscheinlich bei seinen Gleitversuchen häufig vor Augen gehabt, Angesichts des operativen Eingriffs und des plötzlichen Mediumwechsels der Zellen ist das wenigstens anzunehmen. Anlässlich seiner Analyse von Furchungsbildern sagt er selbst, dass die meisten »Abweichungen« gegen Ende der Laichperiode, wenn die Eier geschädigt sind, auftraten.

Ich habe seiner Zeit (1893) und jetzt wieder die epithelartige Abplattung ganzer membranlos gemachter Eier von Sphaerechinus an einander gesehen: hier gab es auch große Differenzen, oft platteten sich zwei oder drei Eier an einander ab, andere thaten es in demselben (mit etwas Chloroform geschüttelten) Seewasser nicht; zufällige Differenzen erklären dieses verschiedene Verhalten, wahrscheinlich individuell verschiedene Schädigungen, sicher nicht ein »Zusammenpassen« oder »-nichtpassen«, sicher nicht »idioplasmatische« Differenzen, sicher nicht etwas prospektiv Wesentliches; das sollte uns in der Deutung anderer Geschehnisse vorsichtig machen. —

Viel zu wenig scheint mir die Frage aufgeworfen zu sein, ob und wann denn überhaupt Zellen als Systeme mit flüssiger Oberfläche anzusehen sind. Wenn es nämlich von vorn herein nicht angeht, sie als wahre Kapillaritätseinheiten anzusehen, so können wir doch natürlich auch kein Auftreten von Kapillaritätsgesetzen an ihnen erwarten; in diesem Falle wird das Reden von »Abweichungen« und »Ausnahmen« geradezu sinnlos. Wer weiß, ob bei Asplanchna wirklich von dem Auftreten von Oberflächenspannung zu reden ist; die Form des Eies (cf. oben) spricht dagegen.

Am jungen Froschkeim ist jedenfalls die oberflächliche Schicht, also die peripheren Wände aller seiner Blastomeren, wenn schon flüssig, so

¹⁾ In seinen neuen Arbeiten figuriren diese Dinge sowie die »Aktivirung von Nebenplasmen« wiederholt, als wenn das sichere Thatsachen und nicht vielmehr lauter Phantasieprodukte wären. Vgl. damit den sehr richtigen Ausspruch desselben Forschers: Dieses Archiv. IV. pag. 40 Absatz 4.

doch recht zähflüssig und da der Grad dieser Zähflüssigkeit wohl individuell verschieden sein wird, sind auch wohl deshalb »Abweichungen« vom PLATEAU'schen Princip bestimmt zu erwarten.

Dass ferner Turgorwirkungen ähnliche Konfigurationsbilder, wie Kapillaritätswirkungen, liefern können, hat ZIMMERMANN gezeigt; wo wir solche an thierischen Zellkomplexen anzunehmen haben, ist zur Zeit nicht zu sagen, die Existenz einer festen, fest anliegenden Eimembran, sowie ein fester, nicht flüssiger Charakter der Zellwände würde nöthig sein, um sie bei Furchungsbildern zu vermuthen. —

Alles in Allem scheint es mir, als könne man aus den neueren Erfahrungen den Schluss ziehen, dass die wahren PLATEAU'schen Gesetze sich an Komplexen von Zellen und speciell Furchungszellen äußern, wenn ihre Oberflächen flüssig sind und wenn die Elemente unter sich gleich sind; das heißt kurz gesagt, dass sie sich äußern, wenn sie sich äußern können, äußern müssen. Häufig genug wird das, namentlich bei pelagischen Eiern, der Fall sein und man wolle alles Vorstehende nicht etwa so auffassen, als solle damit der Erklärungswerth des PLATEAU'schen Principis für das Allgemeine der Furchungskonfiguration sehr vieler Eier in Frage gezogen werden; nur wird man seinen Ausdruck nicht von vorn herein überall erwarten dürfen¹⁾. Dass es häufig in Aktion ist, möchte ich als sehr wahrscheinlich bezeichnen, als so wahrscheinlich, dass ich trotz des ROUX'schen Nachweises der Existenz der Vierflächenkante und trotz seiner daraufhin gegen mich gerichteten Angriffe etc. (Archiv III. pag. 435) meine Vermuthung aufrecht erhalte, dass sehr oft wohl in früherer Zeit, als man auf diese Dinge nicht achtete, Vierflächenkanten gezeichnet sind, wo sie nicht existiren. Die neueren Forschungen also scheinen mir nicht den Antheil der Kapillaritäts-Gesetze an Furchungskonfigurationen widerlegt zu haben; sie haben vielmehr nur gezeigt, dass es irrig wäre, die Möglichkeit ihres Inkrafttretens überall, wo es Zellkomplexe giebt, zu vermuthen. Das wusste aber schon der Begründer dieser ganzen Arbeitsrichtung — BERTHOLD.

II. Furchung und Organbildung.

JENNINGS hat gezeigt, dass bei *Asplanchna* die Gastrulation gewissermaßen eine Furchungsphase ist; er selbst betont es und es sei hier noch einmal besonders hervorgehoben, dass diese Einsicht nicht zu generalisiren ist. Bei Echinodermen ist die Art und Weise der Furchung

¹⁾ Es sei bei dieser Gelegenheit bemerkt, dass das HERTWIG'sche Spindelstellungs-gesetz und das BERTHOLD'sche Princip nicht ohne Weiteres zwei zusammengehörige Dinge sind. Vgl. meine »Studien«. 2. Anhang. Z. f. w. Z. LV. pag. 26 ff.

für die späteren Organbildungen, auch für die allernächsten, ganz gleichgültig; diese sind etwas ganz Neues, für das die Furchung nur den Mutterboden schuf; naturgemäß ist auch diese Einsicht nicht zu generalisiren.

III. Intracelluläre Stoffwanderungen.

Bei Eiern von Fischen, Ctenophoren, Isopoden und Myzostoma ist Ähnliches bekannt (vgl. die allgemeine Darstellung in meiner »Organisation des Eies« A. E. M. IV. pag. 95 und 116 ff.; auch sonst mag es oft vorkommen. In allen diesen Fällen ist, wie JENNINGS mit Recht betont, die Furchung nicht nur Materialzerlegung, auch nicht Zerlegung in vorher lokalisirte verschiedene Bestandtheile, oder vielmehr die »Furchung« ist das wohl, aber es gehen neben der Furchung gleichzeitig, ebenfalls durch die Befruchtung in Gang gesetzt (wenn schon wohl nicht durch sie örtlich bestimmt), Processe im Ei-Ganzen einher, die nach und nach, eben wegen der parallel gehenden Furchung, in Theile desselben zerlegt werden.

Alle diese Vorgänge sind wichtig, da sie die Möglichkeit rein protoplasmatischer Entwicklungsvorgänge zeigen.

IV. »Dotter«.

Treffend bemerkte unser Autor — und ähnlich äußerten sich z. B. LILLIE (s. o.) und der Referent (»Organisation«, pag. 121), dass nicht jede Verschiedenheit in der Furchung dem »Nahrungsdotter« aufgebürdet werden könne. Echter Nahrungsdotter, d. h. eine Ansammlung von Reservestoffen, ist wahrscheinlich etwas für die Gestaltungsvorgänge viel weniger Wesentliches, als im Ei vorhandene morphogene Stoffe, die wir bald sehen, bald nur erschließen können.

V. Furchungsmosaik und Differenzirungsmosaik.

Was ich hierüber, z. Th. gegen ZUR STRASSEN, warnend aussprach in meiner »Organisation des Eies« (pag. 77 ff., ferner Anhang 1 und 2), könnte ich jetzt gegen JENNINGS fast wörtlich wiederholen. Furchungs-mosaik braucht kein Differenzirungs-mosaik zu sein, nur der Versuch, sogar nur der variirte Versuch, kann beweisen, dass eins das andere einschließt. Ich bewies für Echiniden, dass eins das andere nicht einschließt.

Wenn man dagegen sagt (ROUX, auch JENNINGS neigt an einer Stelle [pag. 86] dazu), der Versuch bewiese nichts für das »Normale«, so übersieht man, wie ich schon einmal ausführte (Zool. Anz. 1896. Nr. 499), dass man damit dem Versuch überhaupt den Werth für die Erforschung des Normalen abspricht; da nun, wie ROUX oft in trefflicher Weise her-

vorhob, bloße Beobachtung auch keine »Gesetzlichkeiten« ermitteln kann¹⁾, so würde die Folge sein, dass wir überhaupt die Gesetzlichkeit des Normalen nicht erkennen können, was offenbarer Nonsens ist. Ich habe die Begriffe »Deskriptiv-Normal« und »Gesetzlich-Normal« eingeführt. »Gesetzlich-Normales« lehrt uns eben das Experiment, d. h. die bewusste Variirung von Umständen, von denen Weiteres zunächst nur zeitlich und räumlich abhängt; wir erkennen eben durch den Versuch, ob diese Abhängigkeit »nur« zeitlich-räumlich ist oder ob sie tiefer, ob sie causal und wie sie causal ist.

So lehren meine Druckversuche, dass die Kerne der Blastomeren keine nothwendigen specifischen Beziehungen zu späteren Organbildungen haben (für den Frosch wurden sie bekanntlich mit gleichem Erfolg von O. HERTWIG, für Nereis von E. B. WILSON wiederholt), so lehren meine Versuche der Entnahme der Mikromeren (oder auch anderer Zellen) mit nachfolgender normaler Entwicklung, dass in diesen Fällen keine nothwendigen specifischen Beziehungen zwischen gewissen Zellen und späteren Embryonaltheilen bestehen²⁾. Solches wollen und müssen wir zuerst wissen, davon haben wir bei unseren Deduktionen auszugehen, nicht aber von einer aprioristischen Konstruktion des Begriffs »Normal«, die lediglich aus dem »Deskriptiv-Normalen« genommen ist. Solches thun, ist ein methodologischer Fehler und heißt die Forschung hemmen.

Wir haben aus den geschilderten (und anderen, cf. »Organisation« Anhang 1 und 2) Versuchen gelernt, dass Lokalisation der Furchung und Differenzirung beide vom protoplasmatischen Eibau abhängen, aber die erstere in anderer, engerer Weise als die letztere.

Bei echten Regenerationserscheinungen andererseits wissen wir, dass wir Anormales studiren, denn hier war das Normale fertig geschehen; aber auch aus ihnen gewinnen wir etwas für Kenntnis des Normalen; nämlich die Kenntnis der Existenz gesetzlich-normaler latenter prospektiver Potenzen.]

¹⁾ Vgl. hierzu meinen Aufsatz »Über den Werth des biologischen Experiments«. Dieses Archiv, dieses Heft.

²⁾ Es sei hier bemerkt, dass ich an Keimen, deren Mikromeren entfernt waren, nie deren nachträgliche Wiederbildung konstatarie; das spricht dafür, dass sie für die Entwicklung auch im »Deskriptiv-Normalen« ohne tiefere als lokale Bedeutung sind. Über die Ursache ihrer Bildung wissen wir ebenso wenig, wie überhaupt über die Ursache des so typisch regelmäßigen und doch prospektiv so unwesentlichen Furchungsmodus des Seeigeleies; wir wissen nicht einmal anzugeben, wo hier die Vorbereitung einer künftigen Kenntnis etwa einzusetzen hätte.

4.

William Patten.

Variations in the development of *Limulus polyphemus*.
Journ. Morph. XII. pag. 17 ff.

Verf. beschreibt Störungen der Entwicklung, die er durch Einwirkung allgemein »ungünstiger« Umstände auf Eier von *Limulus* erzielt hatte (Wasserverdunstung, faulendes Wasser etc.). Er meldet daher nichts über die speciellen äußeren Veranlassungen der Missbildungen, auch beschreibt er nicht die abnormen Prozesse der Entwicklung, sondern nur deren Resultate; dieses schon deshalb, weil die Natur des Eies von *Limulus* eine Beobachtung des Entwicklungsgeschehens am Lebenden nicht gestattet.

Es seien hier die verschiedenen Kategorien von Missbildungen aufgezählt:

1. Invagination der Gliedmaßenanlagen am Thorax. Alles ist invers, ganz wie bei der Exogastrulation der Seeigel. Die phylogenetischen Erörterungen, welche an diese Befunde hinsichtlich der Abstammung der Vertebraten von Arachniden geknüpft werden, zu besprechen, erlassen wir uns.

2. Fehlen von Gliedmaßen, meist mit allgemeiner Degeneration der entsprechenden Metamerenhälfte verbunden. Hiermit in Beziehung auch Asymmetrie an den Gliedmaßen des Abdomens. — Es ist nicht für alle Fälle sicher, ob die fehlenden Gliedmaßen nicht entwickelt oder entwickelt und dann degenerirt waren; in einigen Fällen freilich konnte Letzteres festgestellt werden.

3. Verschmelzung von paarigen Organen zu einem medianen unpaaren, damit verbunden Degeneration. Die ältesten (vorderen) Organe verschmelzen meist, nicht immer, zuerst. Es giebt alle Übergänge zwischen abnormer Näherung bis zu völliger Verschmelzung. [Leider erfährt man gar nichts über die Genese dieser Bildungen; auch nichts darüber, ob die Degeneration der Verschmelzung folgt oder etwa eine Hemmung ist etc. etc.]

4. Allgemeine Degeneration: Kleinheit, zeitliches Zurückbleiben von Theilen etc. Es kann z. B. der Thorax rudimentär und das Abdomen normal entwickelt sein, was die Selbständigkeit der Theile in der Entwicklung zeigt. — Völlige Degeneration des ganzen Keimes nicht selten. [Vorgang leider unbekannt.]

5. Spaltung. a. transversale; Unterbrechung der organischen Kontinuität, oft mit Degeneration verbunden.

b. longitudinale.

Dieses Geschehen, welches ganze oder partielle Zwillinge liefert, »soll« erst spät, oft erst wenn die Gliedmaßenanhänge und die Metamerie schon da sind, beginnen. [In Wirklichkeit weiß Verf. gar nichts darüber.] Die jüngsten beobachteten Exemplare besaßen jedenfalls die Anlagen der Gliedmaßen deutlich.

Verf. nimmt an, dass erst ein Embryo dagewesen sei; dieser habe sich gespalten, und jede Hälfte habe sich eine neue gegenseitige Hälfte durch Sprossung erzeugt.

[Es braucht kaum gesagt zu werden, dass diese Annahme und damit die weitere an sie geknüpfte Diskussion jeder Begründung entbehrt. Was wir sonst (Amphioxus, Frosch, Fische, Echinodermen) von der Entstehung ganzer und partieller Doppelbildungen wissen, lehrt vielmehr mit Sicherheit, dass in solchen Fällen das Keimganze vom Anfang der eigentlichen Organentwicklung an in zwei kleine Ganze gespalten ist; so werden wir denn ähnliche Entstehungsgründe auch wohl für die interessanten, vom Verf. beschriebenen Zwillingsbildungen annehmen dürfen.]

Auch Dreifachbildungen sind beobachtet.

In den Endbetrachtungen bemerkt Verf. mit Recht, dass der wesentliche Grund der Missbildungen nicht in den äußeren Agentien, sondern in der individuell verschiedenen Resistenzfähigkeit der Objekte läge, wendet sich, wie wir denken ebenfalls mit Recht, gegen die WEISMANNsche Determinantenlehre, welche nichts erkläre, sondern nur Namen böte, und weist darauf hin, dass an absterbenden Embryonen oft Mitosen und zerfallene Kerne neben einander zu finden seien, so dass also der Degenerationsprocess kein einfaches Geschehen sei, sondern von dem Zahlenverhältnis der absterbenden zu den sich theilenden Kernen abhinge.

5.

F. R. Lillie.

On the smallest parts of Stentor capable of regeneration.
Journ. Morph. XII. pag. 239.

Verf. knüpft an die Versuche von LOEB und MORGAN über die Theilbarkeit der Eisubstanz an. Kernhaltige Stücke des Echinideneies von $\frac{1}{4}$ Volum des Ganzen lieferten noch Plutei, solche von $\frac{1}{40}$ — $\frac{1}{50}$ Volum gastrulirten noch. BOVERI, der seine Objekte vor der Befruchtung zerschüttelte, erhielt Plutei noch aus Stücken, die nur $\frac{1}{20}$ des Eiganzes betrogen.

Drei Erklärungsmöglichkeiten für diese Grenze der Theilbarkeit der Eisubstanz werden aufgestellt. Sie kann bedingt sein a) in einem Organisationsmangel, b) in mechanisch bedingten Unfähigkeiten, im Gefolge

der Zelltheilung (DRIESCH)¹⁾, c) in ungenügender Energieproduktion (LOEB).

Die letzte Alternative wird von vorn herein ausgeschlossen, da die kleinen Stücke ja lange Zeit leben und sich bewegen.

Um zwischen den beiden anderen zu entscheiden, stellte Verf. Versuche an Protisten (*Stentor polymorphus* und *coeruleus*) an, und zwar zerschüttelte er dieselben; würde sich hier eine untere Grenze des Volums für die Regenerationsfähigkeit ergeben, so schließt er, dann würde die erste Alternative bewiesen, die zweite widerlegt sein.

Das Resultat war dieses: Stücke von *Stentor*, welche zwar einen Theil des Kerns enthielten aber, in Kontraktion, weniger als 80 μ als mittleren Durchmesser zeigten, regenerirten sich nicht. Normale *Stentoren* zeigen in Kontraktion einen mittleren Durchmesser von 230 μ , es wäre also $\frac{1}{27}$ des Gesamtvolumens als untere Grenze der Regenerationsfähigkeit gefunden.

Die Angaben von NUSSBAUM, GRUBER u. A. über die Regeneration der *Stentoren*, deren Abhängigkeit vom Kern etc. werden beiläufig bestätigt.

Bruchstücke von weniger als $\frac{1}{27}$ des Gesamtvolumens zeigten bisweilen eine unvollkommene Regeneration, was mit den MORGAN'schen Befunden am Seeigeelei harmonirt.

Somit wäre die erste der oben aufgestellten Alternativen bewiesen: ein Organisationsmangel bewirkt die Existenz einer unteren Volumengrenze der Regenerationsfähigkeit.

[Uns scheint durch diese an sich wichtigen Versuche gar nichts im Speciellen bewiesen zu sein; aber auch wenn dem so wäre, könnte die Grenze der Regenerationsfähigkeit von Protistenbruchstücken ganz andere Gründe haben, als die Grenze der Entwicklungsfähigkeit von Bruchstücken des thierischen Eies.]

6.

E. B. Wilson.

The cell in development and inheritance. New York-London. 1896.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, dieses vortreffliche Buch hier inhaltlich im Einzelnen wiederzugeben; um so mehr möchten wir zu seiner Lektüre auffordern. Selten ist wohl eine solche Fülle von Material und eine so ins Einzelne gehende Diskussion so geschickt, so wenig

¹⁾ Dass mir diese Ansicht beigelegt wird, basirt auf einer gelegentlichen Äußerung für einen speciellen Fall, die dazu noch als ganz problematisch bezeichnet ward.

ermüdend und doch so frei von aller Oberflächlichkeit behandelt worden, wie hier.

Obwohl, wie der Titel sagt, die gesammte Darstellung auf die Rolle der Zelle in der Entwicklung und Vererbung hinzielt, so behandeln doch die ersten sieben Kapitel des Buches im engeren Sinne cellularphysiologische und -morphologische Probleme und nur die beiden letzten sind der Entwicklungsphysiologie im engeren Sinne, dem Problem der Entstehung des Organismus aus dem zur Entwicklung fertigen Ei, gewidmet; nur auf die beiden letzten Kapitel haben wir hier daher etwas näher einzugehen.

Von jenen ersten Abschnitten des Buches sei hier nur auf das Kap. III die Aufmerksamkeit gelenkt, in welchem, unseres Wissens zum ersten Mal, die Entwicklung des protoplasmatischen Baues der Geschlechtszellen im Zusammenhang und sehr eingehend behandelt ist, ein Vorgang, der neuerdings ja mehr und mehr in seiner großen Bedeutung für die spätere embryonale Entwicklung gewürdigt wird. Es wird hier von der Bildung der »Dotterkerne«, von der Entstehung des »Dotters« allgemein, von der Beziehung zwischen »Dotter-« und Kernsubstanz, von plasmatischen Strukturveränderungen im Gefolge der Befruchtung und von vielen anderen Dingen gehandelt. Nichts Wesentliches scheint uns hier, wie übrigens in allen Abschnitten des Buches, übergangen zu sein.

Im ersten der eigentlichen entwicklungsphysiologischen Kapitel werden zunächst besprochen die

Zelltheilungsgesetze: Es geht nach WILSON nicht an, jede ungleiche Theilung auf Rechnung des »Nahrungsdotter« zu setzen. — Bei ungleicher Theilung sind auch die Sphären ungleich groß, aber nicht von Anfang an (auch nicht bei der Richtungskörperbildung), vielmehr werden sie es erst, wenn sie ihre definitive Stellung erreichen. Die Ursache zu ihrer ungleichen Größe kann also nicht in ihnen und auch nicht in dem gleichartig befundenen Chromatin liegen, sondern muss im umgebenden Plasma gesucht werden. »Die Größe der Sphären hängt ab von dem Umfang des Protoplasmabezirks, der in die Aktionssphäre ihres Centrosoms fällt« (pag. 275), mit anderen Worten, von ihrer Lage. Was diese Lage, also überhaupt die Excentricität des Kerns bei folgender ungleicher Theilung (z. B. bei Nereis) nun bestimmt, wissen wir leider nicht im Einzelnen. —

Über die Richtung der Zelltheilung ist leider auch nichts Definitives zu sagen; die Resultate der Versuche sind wohl nicht zu verallgemeinern. —

Es folgt eine Erörterung der Achsenbeziehungen des Eies zum

Erwachsenen; »Achsen« sind oft bekanntlich schon am ungeführten Eienntlich. Verf. neigt, wie wir denken mit Recht, der Ansicht zu, dass sie, wie überhaupt jede Organisation des Eies, im Laufe der vorembryonalen Lebensphase des Eies sich differenzieren. — Dass die Achsenbeziehungen nicht immer feste, sondern oft regulierbar sind, ist durch den Versuch bewiesen.

Im Abschnitt »Energy of Division« wird von den Ursachen gehandelt, welche Zelltheilung anregen oder abstellen. Die Frage ist ein Specialfall des Problems von der Kontrolle des Wachstums. Nicht die Zellengröße, sondern die Zellenzahl bestimmt die Körpergröße [hierfür trat auch SACHS¹⁾ neuerdings ein]. MORGAN's Versuche und einige andere Daten werden erörtert. Leider ist es unmöglich, zu einem einigermaßen klaren Resultat zu kommen, die Erfahrungen bezüglich der Gallenbildung und anderer pathologischer Erscheinungen leiten hier vielleicht einst weiter.

Kap. IX wird mit dem Zugeständnis unserer Unwissenheit in allen principiellen Dingen der Vererbung und Entwicklung eingeleitet; wir wissen nicht viel mehr davon als die Griechen. Die verschiedenen Vererbungstheorien werden dargelegt, besonders eingehend die ROUX-WEISMANN'sche. Diese Theorie, die überhaupt jeder empirischen Stütze entbehrt und durchaus den Charakter einer apriorischen Konstruktion mit ad hoc ersonnenen Annahmen besitzt, »wie nur irgend eine aus der Zeit der Scholastik«, ist durch Versuche widerlegt. Aus diesen Versuchen haben wir ferner das positive Resultat gewonnen, dass in den ersten Phasen der Entwicklung Differenzirung von der plasmatischen Organisation des Eies abhängt.

Freilich bleibt trotzdem, dafür sprechen die Befruchtungserscheinungen und vieles Andere, der Kern, und zwar sein Chromatin, die eigentliche Grundlage der Entwicklung und Vererbung, er repräsentirt gleichsam die Gesamtheit der Speciescharaktere, die Verschiedenheiten im Plasmabau des Eies rufen diese nur wach; hat ja doch auch der Kern sich selbst jenen Plasmabau, der nachher auf ihn wirkt, geschaffen. [Diese Anschauung halten wir mindestens für nicht deutlich genug; es können im Plasma des Eies doch auch Theile durch Wirkung auf einander neue Differenzirungen schaffen.]

Für spätere Phasen der Differenzirung glaubt W., wenn schon nicht durch »qualitativ ungleiche Kerntheilung« bedingte, so doch durch ausgelöste metabolische Prozesse im Chromatin u. dgl. hervorgerufene definitive Ungleichheiten der Kerne annehmen zu müssen; die bekannte BOVERI'sche Entdeckung an *Ascaris* wird hier herangezogen.

¹⁾ Physiologische Notizen. VI. Flora 1893.

[Wir möchten wegen der Thatsachen der Regeneration dieser Schlussfolgerung WILSON's nicht beistimmen und lieber, wie auch neuerdings KUPFFER (im Anschluss an J. MÜLLER), annehmen, dass in den meisten Gewebszellen »paraplastische Bildungen« die Totipotenz der Kerne nur verhüllen, inaktiv machen¹⁾.]

Als Exkurs wird die Abhängigkeit der Entwicklungsvorgänge von äußeren Faktoren (HERBST, LOEB) behandelt.

Den Schluss bildet ein Hinweis auf den bei aller biologischen Forschung bleibenden ungelösten Rest: auf das Rhythmische der Ontogenese, auf das Zweckmäßige überhaupt, auf die Regeneration im Speziellen. Wir können sagen, im Ei sei das Alles gegeben; aber wie ist es gegeben? — Die Größe des Entwicklungsproblems scheint dem Verfasser unterschätzt zu sein, worin er aber keinen Grund sieht, an einer künftigen Bewältigung desselben zu verzweifeln. —

[Mögen diese unvollkommenen Zeilen wenigstens den einen Nutzen haben, zum Studium des trefflichen Buches von der Zelle und ihrer Rolle bei den Entwicklungs- und Vererbungserscheinungen anzuregen.]

B. Variationsanalytische Beiträge.

1.

E. Warren.

Variation in *Portunus depurator*. Proc. Roy. Soc. LX. pag. 221.

2300 ♂ wurden gemessen. Gegenstand der speciellen Untersuchung, Methode und Resultat wie früher bei W. WELDON. (Vgl. dieses Archiv I. pag. 434 und III. pag. 334.)

2.

A. Agassiz and W. McM. Woodworth.

Some variations in the genus *Eucepe*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. XXX. pag. 121.

Über 4000 Stück untersucht. Keine Statistik.

¹⁾ Um diesem Bewahren der Totipotenz der Kerne neben und trotz Veränderung ihrer Aktivität Ausdruck zu geben, habe ich in meiner »Anal. Theor.« meine »Fermentfiktion« ersonnen. WILSON giebt diesen Gedanken von mir nicht zutreffend wieder, wenn er (pag. 323) im Anschluss an genannte Fiktion angeblich in meinem Sinne sagt, man könne vielleicht einmal später wirklich konstatiren, dass die Zahl von Fermenten im Kern mit fortschreitender Entwicklung abnehme. Nach meiner Ansicht — das war der Zweck bei Erfindung der Fiktion — soll diese Zahl gerade nicht abnehmen, sondern soll nur die Reihenfolge der aktivirten Fermente wechseln, sie werden aber nicht verbraucht. Vgl. A. Th. pag. 88 ff.

Es wurden gesehen: Abnormitäten der Radiärkanäle (abnorme Zahlen, Anastomosen, Gabelungen, blind endende Kanäle etc.), der Tentakeln, der Otolithen (mehrere in einer Kapsel), der Genitalien (nicht alle entwickelt, Verwachsungen).

Manche hier abnorme Vorkommnisse sind bei anderen Species normal.

Es besteht, im Gegensatz zu den Befunden von BROWNE¹⁾ bei Aurelia, keine Korrelation in den Variationszahlen der differenten Organe. Sinnesorgane, Radiärkanäle etc. variiren der Zahl nach unabhängig.

Viel Detail; gute Photographien.

Neapel, 28. Januar 1897.

¹⁾ referirt A. E. M. III. pag. 335.

Über eine neue mit Cyclopie verknüpfte Missbildung des Centralnervensystems.

Von

Otto Naegeli,

prakt. Arzt aus Ermatingen (Thurgau).

Mit Tafel I—IV und 4 Figuren im Text.

Aus dem hirnanatomischen Universitätslaboratorium des Herrn
Prof. Dr. v. MONAKOW in Zürich.

Eingegangen am 21. Februar 1897.

Mit Cyclopie oder Synophthalmie bezeichnet man eine Missbildung, bei der die Bulbi zu einem Gebilde verschmolzen sind und in einer gemeinsamen großen Orbita liegen; das dadurch entstehende Doppelauge ruht in der Mitte der Stirn. Gewöhnlich entspricht dem Cyclopienauge ein einziger, unpaarer Sehnerv. Daneben findet man beträchtliche Anomalien in der Nasenbildung (Fehlen der Nase, rüsselförmiges Rudiment derselben etc.) und stets hochgradige Missbildungen des Centralnervensystems.

Diejenigen der Cyclopie sehr nahe stehenden Missbildungen, die getrennte, aber doch einander sehr genäherte Orbitae besitzen, bezeichnet man nach KUNDRAT¹⁾ als Arhinencephalie [Cebocephalie und Ethmocephalie von ISIDORE GEOFFROY ST. HILAIRE²⁾], eine Missbildung, welche zwar derjenigen der Cyclopie sehr ähnlich ist, aber auf einer etwas späteren embryonalen Stufe einsetzt. Von der Arhinencephalie bis zu normalen Verhältnissen kommen alle Abstufungen vor.

Die ersten genaueren Mittheilungen über Cyclopie verdanken wir französischen Forschern, die schon im Anfang dieses Jahrhunderts sich mit dieser Missbildung befasst hatten, insbesondere

¹⁾ KUNDRAT, Arhinencephalie als typische Art von Missbildung. Graz 1882

²⁾ ISIDORE GEOFFROY ST. HILAIRE, Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation. Paris 1832—36.

ETIENNE ST. HILAIRE¹⁾. Der Sohn des Letzteren, ISIDORE GEOFFROY ST. HILAIRE, hat in seinem für die damalige Zeit höchst bedeutenden, in rein deskriptiver Weise musterhaften und deshalb auch heute noch lesenswerthen Werke, *Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation*, die Cyclopie in weitgehender Weise berücksichtigt. Derselbe fasst diese Missbildung nicht als eine Hemmungsbildung, sondern als eine Entwicklung über die Norm hinaus, als »un excès de développement« auf, als eine Verschmelzung der Bulbi, bedingt durch den Untergang des Nasenapparates.

In Deutschland hatte schon fünf Jahre früher MECKEL²⁾ die Cyclopie in die Verschmelzungsbildungen untergebracht; letztere fasste er allgemein als »Produkte einer regelwidrig wirkenden bildenden Thätigkeit« auf und vermied es, auf nähere theoretische Erörterungen über die Genese dieser Missbildung einzutreten. Die damals namentlich von Gynäkologen vertretene Ansicht, dass die Verschmelzungsbildungen lediglich durch traumatischen Druck z. B. intra partum zu Stande kämen, wurde schon von diesem Forscher in klarer Weise widerlegt.

Erst HUSCHKE³⁾ erklärte im Jahre 1832 auf Grund eingehender Studien über die Entwicklung des Auges die Cyclopie als einfache Hemmungsbildung. Durch diese Auffassung trat er in Gegensatz zu den französischen Forschern. Von dem nämlichen Autor wurde die Lehre begründet, dass die Augenanlage ursprünglich eine unpaare am vorderen Ende des Medullarrohres gelegene Bildung sei, die sich erst später in zwei Augenblasen theile. HUSCHKE fasste die Cyclopie einfach als ein Verharren auf einer früheren embryonalen Stufe auf, eine Auffassung, gegen die auch heute noch wohl keine Widersprüche erhoben werden dürfen.

CRUVEILHIER⁴⁾ erklärte die Verschmelzungsbildungen als Folgen mechanischer Ursachen, wie z. B. von Druckwirkung auf den Fötus u. dgl., und nur in diesem Sinne ließ er sie als Hemmungsbildungen gelten. Im Übrigen war er Anhänger der von St. HILAIRE aufgestellten Theorie.

Seit jenen Arbeiten von MECKEL, HUSCHKE und den älteren

¹⁾ siehe pag. 168.

²⁾ MECKEL, Über Verschmelzungsbildungen. *Archiv f. Anatomie u. Physiologie*. Bd. I. 1826.

³⁾ HUSCHKE, Über die erste Entwicklung des Auges und die damit zusammenhängende Cyclopie. *MECKEL's Archiv f. Anatomie u. Physiologie*. 1832.

⁴⁾ CRUVEILHIER, *Traité d'anatomie pathologique générale*.

französischen Autoren war das Studium der Missbildungen und speciell der Cyclopie dem Interesse der Forscher für längere Zeit entrückt; wenigstens finden sich später während einiger Decennien bedeutendere Arbeiten über diesen Gegenstand nicht vor. Erst mehrere Jahre nach der Begründung der modernen Embryologie durch KARL ERNST V. BAER, nachdem vor Allem auch durch die Arbeiten von REICHERT, HIS, KÖLLIKER u. A. neue Gesichtspunkte und eine festere Grundlage auch für das Verständnis der normalen Entwicklung des menschlichen Embryos gewonnen worden sind, wurde das Studium der Missbildungen von Neuem aufgenommen und in fruchtbarer Weise fortgesetzt. In neuerer Zeit hat insbesondere die experimentelle Teratologie (Arbeiten von DARESTE¹⁾, ROUX²⁾, HERTWIG) zur Aufklärung und zum Verständnis der Cyclopie wesentlich beigetragen. Insbesondere muss den Untersuchungen von DARESTE hinsichtlich der Cyclopie eine hervorragende Bedeutung beigelegt werden. Diesem Forscher gelang es nämlich, Cyclopie experimentell³⁾ zu erzeugen und so die allerfrühesten Stadien dieser Missbildung zu beobachten.

Nach DARESTE entsteht Cyclopie theils durch Entwicklungshemmung, theils durch Verschmelzung ähnlicher Theile. Wenn nämlich Wachsthumshemmung eintritt, so werden die Augenanlagen nicht lateral gedrängt; das Organ bleibt auf der nämlichen Entwicklungsstufe stehen, weil neues Bildungsmaterial nicht producirt wird. Die dicht an einander gelagerten Retinalbestandtheile beider Augen stülpen sich ein und bleiben zu einem kelchartigen Gebilde verschmolzen. DARESTE glaubt, dass in manchen Fällen die Entwicklungshemmung durch den Druck der Amnionkuppe bedingt sei.

Eine sorgfältige Zusammenfassung und kritische Sichtung der älteren und neueren Litteratur bis 1882 verdanken wir KUNDRAT⁴⁾, der sich hinsichtlich der Genese der cyclopischen Bildungen im Wesentlichsten den Anschauungen DARESTE's anschließt. KUNDRAT

¹⁾ CAMILLE DARESTE, *Recherches sur la production artificielle des monstruosités*. II. édition. Paris 1891.

²⁾ ROUX, Beiträge zur Entwicklungsmechanik. Nr. V. VIRCHOW's Archiv. Bd. 114; dann dieses Archiv. Bd. I—IV.

³⁾ Zur Erzielung von Monstruositäten wandte er an:

1. eine dauernd höhere oder tiefere Temperatur als normal für die Brütung des Eies,
2. ungleiche Erhitzung der Eischale,
3. Variationen der Athmung des Embryos,
4. verticale Lagerung des Eies.

⁴⁾ Siehe pag. 168.

schied die Arhinencephalie aus der Gruppe der Cyclopie aus und wies für diese sowohl als für die Cyclopie eine ganze Reihe von Varietäten nach. Es gelang ihm ferner, eine fortlaufende Reihe von den mildesten bis zu den schwersten Formen dieser beiden Missbildungen aufzuzeigen. Auch stellte er fest, dass der Grad der Hirnveränderungen mit dem Grade der äußeren Missbildung, das heißt des Schädels, parallel geht, wenn man vom Hydrocephalus und seinen Folgen absieht.

Beim Menschen kommt die Cyclopie selten vor; schon desshalb ist die Zahl der beschriebenen Fälle eine beschränkte. Die bisherigen Schilderungen bezogen sich ausschließlich auf die äußeren Formverhältnisse, und wie es auch bei anderen seltenen medicinischen Präparaten geht, so geschah es auch mit den Cyclopenschädeln; nämlich die Ärzte, die zufällig in den Besitz solcher Föten gelangten, suchten die Präparate möglichst intakt zu Demonstrationszwecken aufzubewahren und unterließen im Interesse der äußeren Form jede anatomische Zergliederung, namentlich eine solche des Gehirns. Nur wenige Autoren suchten sich über die seltsame Gestaltung des Centralnervensystems näher zu orientiren; aber auch diese beschränkten sich darauf, die grob makroskopischen Verhältnisse zu schildern, und so stehen wir denn der merkwürdigen Thatsache gegenüber, dass der innere Bau des cyclopischen Gehirns bis jetzt so gut wie unbekannt ist. Unter solchen Umständen erschien es namentlich auch mit Rücksicht auf manche wichtigen Aufschlüsse, die besonders in letzter Zeit mittels der Methode des Studiums von Missbildungen erzielt wurden, nicht nur lohnend, sondern geradezu geboten, die hier vorliegende anatomische Lücke auszufüllen. Gern ging ich desshalb auf das Anerbieten des Herrn Professor Dr. von MONAKOW ein, das Centralnervensystem eines Falles von Cyclopie anatomisch zu studiren und mit um so größerem Interesse, als es sich hier nicht allein um eine eigentliche Cyclopie, sondern außerdem um eine fast vollständige Doppelbildung des Rückenmarkes, ferner um eine Einstülpung des Cervical- und Dorsalmarkes in die Schädelhöhle und noch um andere bisher nicht beschriebene morphologische Störungen handelte.

Beobachtung.

Aus der Geburtsgeschichte.

Als Ursache der Missbildung gab die Mutter das bekannte »Versehen in der Schwangerschaft« an. In der Familie kamen sonst nie

Missbildungen vor. Die Geburt soll am normalen Ende der Schwangerschaft eingetreten und langsam vorwärts gegangen sein, so dass der Arzt den Forceps applicirte.

Sektionsprotokoll.

(Unter freundlicher Beihilfe von Herrn Privatdocent Dr. HANAU in St. Gallen aufgenommen.)

Allgemeine Maße:

Länge von der Mitte des Gesichts bis zur Ferse 27 cm.

Länge des Rückens von der Wurzel des Nasenrückens der Haut folgend bis Anus $17\frac{1}{3}$ cm.

Trochanter bis Ferse $15\frac{1}{2}$ cm beiderseits.

Trochanter bis unterer Patellarrand 8,8 cm.

Oberarm 8, Unterarm 6,3, Hand mit Mittelfinger $4\frac{1}{2}$ cm.

Senkrechter Durchmesser des Gesichts von der Haargrenze bis Kinn, der Haut folgend, 8,5 cm.

Breite des Gesichts, von einem freien Rand des Tragus bis zum anderen im Bogen gemessen, 9,2 cm.

Senkrechter Durchmesser des Kopfes vom Kinn bis zum Scheitel 10—10,5 cm.

Rückenlänge, von der hinteren Haargrenze bis zum Anus, der Haut folgend gemessen, 10,3 cm.

Breite des Hinterkopfes, der Haut folgend gemessen von einer Haargrenze bis zur anderen, 15 cm.

Breite der Mitte des Rückens, der Haut folgend, 10,5 cm.

Unterkieferrand bis oberer Rand der Vulva 14,2 cm.

Abstand der beiden Schultern, vorn gemessen, 4,6 cm.

Umfang des Bauches in Nabelhöhe 22 cm.

Umfang des Kopfes vom Kinn über den Schädel weg 28 cm (etwas zu klein gemessen).

Die Fingernägel gehen bis zur Kuppe, die Zehennägel lange nicht so weit. Der Fötus zeigt das Gesicht vollkommen nach oben gerichtet, so dass das Auge ganz nach oben sieht, wenn der Körper aufrecht gedacht ist. Ebenso sind die beiden Ohren mit der Vordorfläche fast ganz nach oben gedreht. Der Mund steht in der Verbindungslinie von der Mitte der Oberlippe zur Mitte der Unterlippe unter etwa 45° zur Horizontalen. Die Stirn steht auch horizontal (der Fötus ist immer aufrecht gedacht); fast horizontal die Fläche zwischen Doppelauge und Oberlippe, nur leicht konvex und gegen die Oberlippe hin etwas nach unten geneigt. Am weitesten nach hinten gerichtet ist die behaarte Kopfhaut, die gewölbt wie ein Kugelsegment nach hinten vorspringt, also ganz der Rückenfläche des Körpers angehört. Sie geht sanft in den konkaven Rücken über, während der Beckentheil wieder etwas nach hinten vorspringt; folglich ist der eigentliche sehr kurze Rücken (die Haut zwischen hinterer Haargrenze und Beckengegend in einer Länge von nur 6 cm) konkav und nur die Becken- und Kopfpattie nach hinten leicht vorgewölbt, so dass im Ganzen gerechnet die Fläche von der hinteren Haargrenze bis zum Anus nach hinten konkav verläuft.

Entsprechend bildet die Bauchseite von der vorderen Haargrenze bis zur Vulva eine konvexe Fläche von nicht ganz einem Halbkreis. Der Kopf ist vom Rücken durchaus nicht abgesetzt; die Schultern sind dabei stark nach vorn

geschoben, so dass sie ventral liegen. Die Backen sind stärker gewölbt; die Füße stark varoequini. Im Ganzen erscheint also der Rumpf stark verkürzt, was aus folgenden Maßen hervorgeht. In gerader Linie vom Steiß bis zum höchst gelegenen Punkte des Gesichts, der Cornealfäche, beträgt die Längsachse des Körpers $15\frac{1}{2}$ cm, wovon auf den Kopf allein, d. i. von der unteren seitlichen Haargrenze bis zur Cornea, 7,0 cm fallen. Die tiefste Konkavität zeigt der Rücken an der hinteren unteren Haargrenze.

Das Gesicht zeigt exquisite Cyclopie. Das Doppelauge, dessen Lidspalte in der horizontalen Querachse 3,1 misst, in der vertikalen 2,1 cm, liegt genau median. Die Wimpern sind gut vorhanden. Unten sind sie getrennt durch einen spitz dreieckigen Ausschnitt von 2 mm Basis und 2 mm Höhe, dessen Spitze nach oben sieht. In diesem Ausschnitt liegt eine einfache Karunkel. Alle vier Thränenpunkte sind sichtbar, die oberen stehen $8\frac{1}{2}$ mm aus einander. Die Lidspalte ist ungefähr flach elliptisch; in derselben liegt das Doppelauge, 2,8 cm breit, in der Vertikalen 1,9 cm. Die Conjunctivae sclerae sind etwas wulstig; die Corneae, symmetrisch zu beiden Seiten, sind birnförmig, indem sie durch eine schmale nach der Mitte hin laufende und daselbst bis 1 mm schmale Brücke mit einander verbunden werden; außerdem sind sie beiderseits etwas nach auswärts gedreht.

Längsachse der linken Cornea 12 mm (in der Horizontalen und nach außen etwas nach oben), maximale vertikale Achse 6,5 mm. Rechte Cornea 13 und 8 mm.

Pupille am gehärteten Präparat nicht zu sehen wegen Trübung der Cornea.

Über der Mitte der Lidspalte sitzt der Nasenrüssel, von ihr 2 mm entfernt, mit einer Länge von 18 mm an der unteren und 13 mm an der oberen Fläche; er ist jetzt nach oben gebogen und hat einen Umfang von 3 cm; an seinem Ende ist eine quere Spalte von 5,5 mm horizontalem und 2,0 mm vertikalem Durchmesser, lippenförmig, in deren Tiefe eine runde Öffnung von circa 2 mm Durchmesser sich befindet und an welche sich ein einfacher Kanal durch den ganzen Rüssel hindurch anschließt. Der Abstand von Haargrenze und Mitte des oberen Lids beträgt ungefähr 21 mm. Zwischen dem Mund und der Vereinigungsstelle der Unterlider fließen die Backen zusammen in Gestalt einer Fläche, die in der Vertikalen 22 mm misst und deren unterer Rand, die Oberlippe, nicht von einem geraden Saume begrenzt ist. Das Maul misst von einem Mundwinkel zum anderen 25—26 mm, ist aufgesperrt in einer Breite von 14 mm.

Die Unterlippe ist bogenförmig nach unten. Die Zungenspitze sichtbar.

Die Ohrmuscheln sind dick, aber normal konfiguriert; nur ist der Tragus sehr schmal und das linke Ohr nach vorn geklappt und etwas stärker nach vorn geschoben. Auricularanhänge und Polydaktylie fehlen.

Der harte Gaumen hat eine Breite von 1 cm und eine Länge von 1 cm, zeigt zwei seitliche Längswülste, von 4 mm der linke und $3\frac{1}{2}$ mm der rechte. Dazwischen liegt ein 2 mm breiter Mittelwulst, durch tiefe Furchen getrennt.

Der Unterkiefer wurde in der Mitte durchgeschnitten und aus einander gezogen.

Die äußeren Ränder des Oberkiefers mit Zahnfleisch stehen 19 mm von einander ab; links ist die Breite des Oberkiefers + Zahnfleisch $5\frac{1}{2}$ mm, rechts 6 mm. Zunge und beide Tonsillen normal.

Der weiche Gaumen ist gut konfiguriert und hat eine deutliche Uvula. Die Spitze der Uvula bis vorderer Rand 1 cm. Basis bis Rand des weichen Gaumens rechts $5\frac{1}{2}$ mm, links $4\frac{1}{2}$ mm, durch eine tiefe Furche vom harten

Gaumen abgesetzt. Am aufrechten Fötus steht harter und weicher Gaumen fast senkrecht, nur leicht konkav nach oben. Beiderseits von der Uvula geht nach außen und oben ein Recessus, der die Sonde einige Millimeter eindringen lässt und dessen Mündung in den Nasenrachenraum transversal 6 mm und capito-caudal $2\frac{1}{2}$ mm beträgt. Rechts davon eine deutliche große Tubenöffnung. Der Larynx von oben gesehen normal.

Das Brustbein ist herausgenommen, fehlt. Die Thymus liegt unterhalb der Clavicula quer auf dem Herzbeutel, 3 cm breit, 2 cm lang, scharf dreieckig.

Es ist ein Zwerchfell vorhanden. Der Herzbeutel geht 1 cm nach links über die Mittellinie und füllt wesentlich das vordere Mediastinum und den Pleuraraum aus, so dass die rechte Lunge ganz hinten liegt und wie platt gedrückt erscheint; sie ist aber normal konfiguriert. Die linke Lunge liegt ebenfalls ganz platt, jedoch unvollkommen in zwei Lappen getheilt, wie ein Überzug vorn und medial auf dem Herzbeutel, während die linke Pleurahöhle ausgefüllt ist von einem von der Pleura mediast. post. gebildeten Sack mit Inhalt. Nachdem derselbe eröffnet ist, kommt links in dessen Mitte sofort die Milz zum Vorschein. Die Milz breit und platt, 13 mm lang, 11 mm breit, $6\frac{1}{2}$ mm dick, normal mit der Konvexität nach außen und Konkavität nach innen, mit der unteren Spitze etwas nach vorn gelegen. Ihr oberer Rand liegt am oberen Rand der dritten Rippe, ihr unteres Ende ungefähr an der vierten Rippe. Rechts über der Milz zwei pfefferkorngroße runde Körper, offenbar Nebenmilzen. Medial von der Milz liegt der Magen, senkrecht gestellt; die Pars pylorica unterhalb des Zwerchfells, die übrigen $\frac{2}{3}$ des Magens im hinteren Mediastinum; der Fundus in halber Höhe des Pleuraraumes an der Wirbelsäule, mit der großen Curvatur nach links gedreht, mit der kleinen nach rechts, und durch ein Mesogastrium an der Pleura befestigt. Im Zwerchfell selbst ist eine rundliche Lücke von $12\frac{1}{2}$ mm Durchmesser, durch die der Magen durchgesteckt ist. Der Magenschlauch oberhalb des Magens, der nicht durch eine Verengung gegen letzteren abgesetzt ist, zeigt folgendes Aussehen. Die obere Partie, als Pharynx zu betrachten, in einer Länge von 19 mm, hat einen Querdurchmesser von ungefähr 1 cm und zeigt eine leicht gerunzelte Schleimhaut. Die Wand der oberen Partie sitzt glatt an der Wirbelsäule; sie reicht ungefähr bis zur Ringknorpelgegend. Die untere Partie, vorläufig als Ösophagus anzusehen, hat eine Länge von 2 cm, erscheint weiter als die obere, ist nach links sackförmig über den Magen ausgebuchtet und zeigt eine querverrunzelte Schleimhaut, die fast an Magenschleimhaut erinnert. An der Grenze von Pharynx und Ösophagus sitzt ein Tumor an der hinteren Wand, der frisch stark mit Schleim bedeckt war und ziemlich weich erschien, mit breiter Basis nach oben geklappt, ursprünglich mehr rundlich, jetzt dreiseitig abgeplattet, von Schleimhaut überzogen. Er hat eine Länge von 13 mm und an der Basis einen Querdurchmesser von 7 mm.

Das Herz ist normal konfiguriert, nur ist der Ursprung der Pulmonalis etwas nach links und unten verschoben; sonst große Gefäße normal.

Nabelgefäße normal, nur läuft die Nabelvene durch ein Loch in der Leber, nicht durch einen Einschnitt; dem entsprechend ist der Lob. quadratus nicht recht abgesondert.

Die Hauptmasse der Dünndärme hängt regelmäßig am Mesenterium, der obere Theil steigt mit leichter, ausgedehnter, flächenhafter Verwachsung ins hintere Mediastinum und lässt sich daselbst rechts vom Magen bis nicht ganz in die Mitte des Brustkorbes von unten her mit der Sonde verfolgen. Eine Verbindung mit dem Pylorus lässt sich durch beiderseitige Sondirung nicht nach-

weisen, und ein Herauspräpariren wird der Schonung des Präparates wegen unterlassen. Der Proc. vermif. ist 2,4 cm lang; Coecum und Dickdarm hängen an langem Mesenterium und liegen, hin und her geschlängelt, beckenwärts vom Dünndarm. Das S. romanum liegt ungefähr an richtiger Stelle, ist weit und gefüllt. — Die Blase ist spitz und kontrahirt, der Fundus uteri breit; sonst an den Genitalien nichts Besonderes. Die beiden Nebennieren liegen an der Unterfläche des Zwerchfelles und dem entsprechend sind sie nach außen konvex, nach innen konkav, platt gedrückt. Nieren nichts Besonderes. Anus misst vertikal 5 mm, horizontal 2,5 mm.

Schädel. Die Kopfschwarte ist jetzt zu weit; so viel man sich erinnert, war sie ödematös. Die Wirbelbögen waren geschlossen. Der Schädel zeigt eine Stirnnaht, zwei Frontalia, zwei Parietalia und eine große Fontanelle in seiner Mitte, die ganz nach hinten gerichtet ist. Ihre Länge beträgt fast 6 cm, ihre Breite 3,3 cm. Gerader Längsdurchmesser des Schädels 6,9 cm. Größter Querdurchmesser (biparietaler) 6,2 cm, Umfang etwa 22 cm. Die Falx cerebri ist nur angedeutet als 1 mm hohe schmale Leiste in der Mittellinie. Was beim ersten Anblick als Schädelbasis (Fig. 4) imponirt, besteht aus einer Verschmelzung von Schädelbasis mit einem großen Theil der Wirbelsäule. Dieses Verschmelzungsprodukt ist vom Rest der Wirbelsäule scharf, fast rechtwinklig abgesetzt. Die eigentliche Schädelbasis ist in ihrem vorderen Theil gerade, in der Gegend der Sella turcica und des Clivus selbst etwas dorsalwärts konvex; die hintere Schädelgruppe ist fast Null, d. h. sie ist mit dem Wirbelkanal verschmolzen und nicht mehr von ihm abgrenzbar. Die vordere Schädelgruppe ist nicht in rechte und linke geschieden und äußerst flach; sie ist von der mittleren nur durch eine ganz flache Leiste abgesetzt, von dem Gyrus rectus ist keine Furche, kein Eindruck in der Schädelbasis zu sehen. Die Dura ist völlig intakt und zeigt keine Öffnung zum Durchtritt für die Fila olfactoria, ebenso wenig die Lamina cribrosa. Die mittlere Schädelgruppe ist asymmetrisch, rechts etwas tiefer als links. Die Prominenz des rechten Felsenbeins ist weit stärker als die des linken. Processi clinoid. post. deutlich, anteriores undeutlich entwickelt. Die Sella turcica ist gut ausgeprägt; am vorderen Ende liegt der einfache Sehnerv, im hinteren Theil die Hypophysis, zu beiden Seiten der Oculomotorius. Das Hirnzelt ist vorhanden. Porus acusticus ist deutlich zu erkennen mit den eintretenden Nerven; jederseits sind zwei eintretende Nerven. Links sind etwa 3 mm nach innen vom Porus acusticus zwei ganz dünne Nervenfasern, die durch die Dura treten, wohl Trochlearis und Abducens. Rechts sind diese Nerven nicht zu sehen, dagegen ist der Trigeminus beiderseits sehr deutlich. Links ist die Umgebung des Porus acusticus stark hervorgetrieben, rechts weniger. 5 mm weiter dorsalwärts ist der Durchtritt des seitlichen gemischten Systems (IX. X. XI.) beiderseits deutlich. Das Verschmelzungsprodukt, hintere Schädelgruppe und ein bedeutender Theil des Wirbelkanals, ähnelt im Ganzen einer hinteren Schädelgruppe, was die äußere Form anbetrifft. Es ist eine Grube, stark nach unten halbkreisförmig gebogen, in der Sehne 21,5 mm lang, 12 mm breit, glatt von Dura überzogen; an ihrem hinteren Ende löst sich die Dura ab, ist abgeschnitten und geht offenbar in den Duralsack des Rückenmarks über. In den vorderen Theil der Grube ragt von der mittleren Schädelgruppe her eine starke Hervorwölbung hinein, welche die Schädelrückengrube in ihrem vorderen Abschnitt in zwei seitliche Hälften sondert. Links von dieser Hervorwölbung ist eine tiefe Grube, quer schief oval, mit 14 mm Längs- und 8 mm Querdurchmesser. Rechts ist eine mehr rundliche Grube

11 mm und 9 mm. Die linke Grube ist 10 mm tief, die rechte hat keine scharfe Grenze und ist etwa 14 mm tief. Am hinteren Rand der Gruben ist beiderseits ein unregelmäßiger Knochenvorsprung. Das ventrale Ende des Verschmelzungsproduktes lässt ganz deutlich die Hinterfläche von zwei Wirbelkörpern erkennen, während oben noch Schädeldach besteht. Vor diesen zwei Wirbelkörpern liegen eine ganze Anzahl Wirbelkörper, die unter sich und mit dem Schädel verschmolzen sind. Der deutlich abgegrenzte Rest der Wirbelsäule zeigt fünf deutliche Wirbelkörper mit ihren Bogen, zuletzt kommen noch zwei schmalere Wirbel, wohl Kreuzbein. In diesen oben geschilderten tiefen Gruben lagen die weit aus einander gespaltenen beiden Oblongata und die Anfänge des Rückenmarks; sie konnten nur mit Mühe daraus entfernt werden. Gegen den deutlich ausgeprägten Wirbelkanal zu konvergieren die gespaltenen Rückenmarke von jenen Gruben aus, und dies erkennt man jetzt an einer Serie von abgeschnittenen Spinalnerven (Fig. 4), die beiderseits gegen die Medianlinie entgegenlaufen und ihre Fortsetzung in den Spinalnerven des deutlichen Wirbelkanals finden.

Rechts erkennt man innerhalb der scheinbaren Schädelkapsel zehn deutliche Spinalnerven; dazu kommt in der Tiefe noch ein ganzes Konvolut, die nicht weiter aus einander gehalten werden können. Der Hypoglossus ist von diesen vorderen Wurzeln nicht zu trennen. Auf der linken Seite ist die Zahl der Nerven nicht so gut zu zählen; doch dürften auch hier analoge Verhältnisse vorliegen. Die Nase zeigt ein Knorpelgerüst und an der Basis ein Knochengerüst, über das sich nichts weiter aussagen lässt, da man das Präparat nicht zerstören darf. Der ganze Wirbelkanal, gerechnet vom Austritt der Spinalnerven in der Grube, hat eine Länge von 8 cm; durch verschiedene Biegungen ist er aber thatsächlich etwas länger. Der vorderste Theil des Wirbelkanals liegt, wie aus Allem hervorgeht, intracraniell; es fehlen die Wirbelbögen, d. h. sie sind wohl angelegt gewesen, aber mit dem Schädel verwachsen; es besteht eine intracranielle Rachisschisis oder Spina bifida! Die Weite des deutlich gebildeten Wirbelkanals beträgt annähernd 1,5 cm.

1. Makroskopische Beschreibung von Hirn und Rückenmark.

(Vgl. Fig. 5, 6, 7.)

Das Großhirn bildete eine dickwandige Blase, die sich kegelförmig nach hinten über den Thalamus auszog; ihre Wände waren etwa 1 cm dick. Auf der Oberfläche der Blase zeigen sich atypische, nicht tief einschneidende Furchungen. Bald nach der Herausnahme stürzte das ganze Gewölbe der Großhirnblase zusammen und fiel in mehrere Theile aus einander; nur die basale Partie erhielt sich. Dieselbe stellt eine breite, nach vorn sich leicht verjüngende Säule dar, ebenso breit an der Basis der Säule als die Länge beträgt. Von unten gesehen bietet die Großhirnbasis folgendes Bild. In der Medianlinie und etwas mehr caudalwärts findet sich eine ziemlich tiefe Delle, die sich allmählich nach rechts und links hin verliert. Zwischen dieser Delle und dem

Opticus trifft man einen starken Wulst von Häuten, die sich nicht näher differenzieren lassen. Die Dura überzog die Schädelbasis; die Pia ist weich, sehr fein und gut abziehbar. Die Hirnoberfläche an der Basis ist glatt, ohne mediane Furche und zeigt keinerlei Gyri oder Sulci. Zwei Hemisphären ließen sich nicht unterscheiden; aber die Delle, die sich ziemlich symmetrisch gegen beide Seiten hin verliert, legt den Gedanken an einen bilateralen Bau, wenigstens für die hinteren Abschnitte der Großhirnbasis, nahe. Das Großhirn reicht beiderseits nur bis auf die Höhe des Sehnervenaustritts; die Parietal- und Occipitaltheile müssen deshalb sehr gering entwickelt sein. Dem entspricht auch, dass das Großhirn schon in bedeutender Entfernung vom Kleinhirn zurückbleibt und letzteres mithin gar nicht bedeckt. Vom Olfactorius lässt sich nichts entdecken. Der N. opticus präsentiert sich als ein starkes unpaares Bündel (Fig. 7). Tractus optici sind erkennbar. Hinter dem Opticus liegt ein starker Höcker, der seiner Lage nach das hier sehr mächtige Infundibulum sein muss. Pedunculi und Pons sind absolut unauffindbar; dafür kommen schon auf der basalen Seite Kleinhirntheile sehr deutlich zum Vorschein und reichen bis nahe zur Medianlinie. Im Übrigen sind die Kleinhirntheile völlig von einander getrennt; eine Hemisphäre sitzt jeweils einer Oblongatahälfte auf, und da diese weit aus einander klaffen, so kommt es auch zwischen den beiderseitigen Kleinhirntheilen zu keiner Vereinigung. Das Cerebellum zeigt Furchen, aber unregelmäßige, ohne irgend welchen Typus, so dass es unmöglich ist, sie auf normale Verhältnisse zu beziehen. Ein Höcker gegen die Medianlinie dürfte vielleicht als Flocke angesehen werden; eine tief eingreifende Furche könnte durch das Eintreten der Crura cerebelli ad pontem bedingt sein.

Großhirn von oben. Es zeigte sich vor dem Zusammensturz der Großhirnblase keine Medianfurche; Sulci und Gyri waren schwach und ganz atypisch vorhanden. Die Occipito-Temporal-Theile liegen weit aus einander, indem zwischen sie hinein der relativ mächtige Thalamus sich wie ein Keil einschiebt.

Der Thalamus imponirt als mächtiges Gebilde von annähernd normaler Form; aber beide Thalami sind in der Medianen stark verwachsen, so dass nur eine seichte, aber doch deutliche Medianspalte vorhanden ist. Die Stria cornea ist nicht zu finden, wohl aber die Commissura posterior und das Ganglion habenulae.

Caudalwärts folgt nun die Vierhügelplatte, die sehr wenig differenziert ist.

Als die basale und vordere Partie des Großhirns vom Thalamus abgetrennt wurde, kam in diesen Hirntheilen eine Höhle zum Vorschein, deren Wand ebenfalls 1 cm dick war; es war das der vordere und basale Abschnitt der Großhirnblase, die spitz nach hinten ausgezogen und deren Kuppe zusammengestürzt war.

An der linken Wand der Höhle bemerkte man deutlich die Gebilde des Ammonshorns, der Fissura Hippocampi, der Fascia dentata und die Fimbria. — Gegen die Vierhügelgegend strahlen zwei mächtige Bündel etwa unter einem Winkel von 130° zur Hirn-Rückenmark-Längsachse ein; beiderseits sitzt diesen Bündeln eine Kleinhirnhemisphäre auf; es sind die Oblongatahälften. Sie divergiren zuerst caudalwärts, jenen beiden tiefen Gruben des Schädels entsprechend, in die sie eintreten, etwa unter einem Winkel von 60° ; dann konvergiren sie unter gleichem Winkel caudalwärts und gehen in der Tiefe jener Gruben unmerklich ins Rückenmark über, das zunächst also in zwei weit aus einander stehende Hälften gespalten ist. Diese Rückenmarkshälften werden in jener Schädelgrube vollständig umgeknickt, so dass ihre caudalen Abschnitte durchaus capitalwärts verlaufen und sich über den Thalamus legen; erst am vorderen Rande des Thalamus (siehe immer Fig. 6) findet eine zweite spitzwinkelige Knickung statt, wodurch nun das Rückenmark endlich die normale Richtung caudalwärts erhält. Schon ziemlich lange vor der zweiten Knickung legen sich die getrennten diastatischen Medullarhälften an einander, in der Weise, dass ein rechtes schwächeres Bündel neben einem linken stärkeren verläuft. Ziemlich bald nach der zweiten Knickung vereinigen sich jetzt die diastatischen Hälften zu einem normalen Rückenmark; doch dauert dieser Zustand gar nicht lange. Es beginnt eine neue Trennung, die sich mikroskopisch als eine wahre Verdoppelung herausstellt. Auf weiter Strecke läuft eine rechte schmalere Medulla spinalis neben einer linken mächtigeren; aber in den caudalen Abschnitten wird das rechte Rückenmark immer stärker, zeigt mehrmals Stränge, die zum linken hinübergehen, und übertrifft zuletzt das linke Rückenmark an Größe. Erst gegen das Ende kommt es nochmals zur Verschmelzung beider Nachbarn in eine unregelmäßige Form, während auf den Seiten bereits die Stränge der Cauda equina verlaufen.

Technisches.

Gehirn und Rückenmark wurden sofort herausgenommen und in MÜLLER'scher Flüssigkeit gehärtet. Größere Stücke wurden mit

dem GUDDEN'schen Mikrotom, kleinere nach Celloidineinbettung mit gewöhnlichem Mikrotom geschnitten. Wo keine markhaltigen Nerven zu erwarten waren, wurde in der Regel Karminfärbung vorgenommen. Oblongata, Rückenmark und einzelne andere Partien dagegen wurden der PAL'schen Färbung unterworfen. Die beiden Rückenmarke sind von Fräulein O. LEONOWA geschnitten worden.

2. Mikroskopische Untersuchung.

a. Das Rückenmark.

Die Orientirung über die Abweichungen von der Norm ist hier am leichtesten, wenn man vom unteren Theil des Brustmarkes ausgeht. Fig. 9 stellt einen Querschnitt durch diese Rückenmarkspartie dar, und wir erkennen aus demselben ein annähernd normales Bild eines embryonalen Rückenmarks. Vorder- und Hinterhörner sind deutlich abgegrenzt, zeigen aber nicht eine so scharfe Zeichnung wie bei normalen gleichaltrigen Föten. Bemerkenswerth ist vor Allem die geringe Entwicklung der Seitenstränge und der Processus reticulares; auch finden sich nur an wenigen Stellen Ganglienzellen gruppenweise geordnet, so besonders an der Übergangsstelle zwischen Vorder- und Hinterhorn, wo die als CLARKE'sche Säulen bezeichneten Zellengruppen scharf differenzirt sind (Fig. 9 C.S.). Wie bei jedem fötalen Rückenmark schreitet die Markscheidenbildung auch hier von den Medianspalten lateralwärts fort und zeigt in der Umgebung der Hinterhörner ein fortgeschrittenes Stadium als in den Seitensträngen und Vordersträngen. Ins Hinterhorn sieht man an der medialen Seite eine Reihe Fasern einstrahlen. Zwischen Centralkanal und Fissur. longit. ant. ist die Commissura alba durch feine Züge angedeutet, die von einer Seite zur anderen gehen. Die Fiss. long. ant. greift bis auf $\frac{1}{3}$ des Querschnitts ein. Der Centralkanal liegt etwas tiefer ventralwärts als normal; auf dem Querschnitt erscheint er öfters mehr quer liegend und schickt nach oben einen längeren schmalen Fortsatz. Hohes Cylinderepithel, das die Karminfarbe intensiver als andere Zellen aufnimmt, bekleidet überall seine Wand.

Studiren wir nun von der eben geschilderten Ebene Fig. 9 die Schnittserie durch das Rückenmark abwärts gegen die Cauda equina, so sondert sich das Nebenrückenmark vom Hauptrückenmark in folgender Weise auf den Querschnitten ab. Wenige Schnitte schon unterhalb der Ausgangsebene sieht man zunächst, dass der Centralkanal länglich wird und sich quer stellt (Fig. 30). 1—2 mm weiter

abwärts theilt sich der Centralkanal (Fig. 31) in zwei Fortsätze, cc_1 , den Muttercentralkanal des Hauptrückenmarks, und cc_2 , den Centralkanal des Nebentrückenmarks; vgl. Fig. 31—39. Fast gleichzeitig mit der Abspaltung des Nebencentralkanals findet man vom linken Vorderhorn aus einen ziemlich mächtigen Abschnitt sich hervorwölben, einen eigenen Markmantel annehmen, um weiter caudalwärts als besonderes Nebentrückenmark vom Hauptrückenmark sich abzulösen, unter Bildung einer Nebenfissur des Sulcus long. a.: f_1 . Weiter abwärts grenzt sich die vorgewölbte Partie des Vorderhorns mehr und mehr ab, unter Bildung eines Streifens markhaltiger Nervenfasern, der sich in zwei Markfelder M_1 und M_2 trennt und dadurch das Nebentrückenmark als neues unabhängiges Gebilde hervorgehen lässt. Die graue Substanz dieses neuen Gebildes zeigt sich zunächst wenig differenzirt. Der Nebencentralkanal liegt medial und ziemlich stark der Fiss. f_1 genähert; die dorsale Partie des Markmantels entspricht wohl hier schon den Vordersträngen, die ventrale den Hintersträngen.

Das Nebentrückenmark zeigt sowohl hinsichtlich der Größe des Querschnitts als hinsichtlich der feineren Organisation der grauen und weißen Substanz von oben nach unten außerordentlich mannigfaltige Gestaltung. Einmal nimmt der Querschnitt caudalwärts an Größe immer zu; er kommt demjenigen des Hauptrückenmarks endlich gleich und übertrifft ihn sogar noch um Einiges. Der Centralkanal cc_2 findet sich stets in der Nähe der Fiss. f_1 und ist mithin typisch angeordnet. Was die graue Substanz anbelangt, so bildet sie bis zum Beginn des Lendenmarks eine unpaare, schlecht differenzierte graue Säule, in der gruppenförmig angeordnete Ganglienzellen fehlen, während dagegen ziemlich viele zerstreut liegende gut entwickelte Ganglienzellen vom Typus der Vorderhornzellen unschwer zu entdecken sind. Weiter abwärts lässt sich dann aber leicht eine Sonderung, zunächst in zwei Vorderhörner (Fig. 35) und später (Fig. 36) auch in zwei Hinterhörner, diese aber nur sehr undeutlich, erkennen. Mit dieser Trennung parallel geht die Entwicklung des Markmantels, und da sieht man, dass gerade die den Vordersträngen entsprechenden Theile des Markmantels auf einer viel vorgertickteren Stufe stehen als die Hinterstranganlagen. Die Vorderhörner beider Rückenmarke sind überall einander zugekehrt, und finden sich an verschiedenen Stellen zwischen beiden Vorderhörnern Rücken von grauer und weißer Substanz, wie es Fig. 34 als Typus darstellt. Auf tiefer liegenden Ebenen finden sich dagegen nur

Faserbrücken, Austausch markhaltiger Bündel zwischen beiden Vordersträngen, wofür Fig. 36 ein gutes Bild entwirft.

Im unteren Lendenmark nähern sich die beiden Rückenmarken normalen embryonalen Verhältnissen hinsichtlich der grauen Substanz und des Markmantels; immerhin ist hervorzuheben, dass die Entwicklung gegenüber gleichaltrigen normalen Föten sowohl mit Rücksicht auf die Sonderung der Hinterhörner als der Hinterstränge (insbesondere im Nebenrückenmark) zurückbleibt; namentlich wird ein Sulcus long. dors. überall vermisst. Dieses Verhalten lässt vermuthen, dass am Präparate trotz Bestehens zweier Rückenmarken die Spinalganglien nur einfach angelegt waren; leider musste im Interesse der Erhaltung des Präparates auf eine Präparation der Spinalganglien verzichtet werden.

Kurz vor dem Ende des Rückenmarks verwachsen Haupt- und Nebenrückenmark zu einer Masse, die auf dem Querschnitt eine Nierenform zeigt (Fig. 37). Man bemerkt auch eine Art Hilus auf der Seite, wo die Nervenwurzeln aus der Cauda equina (Fig. 37 Ce) in das Gebilde eindringen. Auf dieser Höhe tritt ein dritter Centralkanal auf, der höchstwahrscheinlich nichts Anderes als ein Seitenzweig eines der schon bestehenden Centralkanäle ist. Leider ließ sich der Zusammenhang anatomisch nicht nachweisen, weil hier einige Schnitte der Serie ausgefallen sind.

Weiter caudalwärts nimmt der Markmantel ziemlich rasch ab (Fig. 37 und 38), die Umriss der grauen Substanz werden verwaschener, die äußere Form der Verwachsung wird bizarrer, der alte obere Centralkanal *cc*, dehnt sich mächtig aus und endigt blasenförmig im Conus medullaris, eine Bildung, die als Myelocystocele gedeutet werden muss (Fig. 39). Die Volumina der beiden Rückenmarken nehmen rasch ab; rings um die kümmerlichen Reste sind Stränge, die offenbar der Cauda equina angehören; wir sind im Bereich des Filum terminale und die sonderbare Bildung nimmt ihr Ende.

Verfolgen wir das Rückenmark von der Ausgangsebene Fig. 9 capitalwärts, so treten Veränderungen auf dem Querschnitt zunächst am Centralkanal hervor. Derselbe schneidet dorsalwärts immer tiefer zwischen die beiden Hinterstränge ein und gleichzeitig rückt sein unteres Ende mehr in die untere rechte Rückenmarkspartie vor. Endlich erreicht der Centralkanal dorsalwärts die Oberfläche (Fig. 10) und communicirt mit dem Subpialraum; nach unten zu zieht er sich schräg in die untere rechte Rückenmarkshälfte hinab.

Diese letztere ist an Volumen der linken Medullarhälfte überlegen; aber die Struktur der grauen und weißen Substanz, die H-Form, die auf Fig. 9 noch so deutlich war, ist sehr verschwommen; die Seitenstränge enthalten noch weniger Fasern als früher und auch die Anordnung des Markes in den Vorder- und Hintersträngen ist viel unregelmäßiger. Indem sich der Centralkanal oben geöffnet hat und aus einander klafft, ist die Diastase der Rückenmarkshälften eingeleitet. Sein Lumen wird auf den folgenden Schnitten immer weiter; gleichzeitig erfolgt eine Drehung in der Art, dass die Hinterstränge von der Medianlinie mehr und mehr weggedrängt werden und schließlich ganz lateral liegen, während die Vorderstränge ihren alten Platz behaupten. So ist denn in Folge des Auseinanderklaffens des Centralkanals das Rückenmark in zwei Abschnitte getheilt, die beide nur durch eine schmale Brücke zusammenhängen. Die rechte Hälfte enthält aber nicht alle zur rechten Rückenmarkshälfte gehörenden Gebilde, weil die Trennungslinie nicht in der Mittellinie verläuft, sondern der trennende Centralkanal weit in die untere rechte Medullarhälfte eingedrungen ist, so dass auf Kosten der rechten Rückenmarkspartie die zwischen Centralkanal und Fiss. ant. gelegenen Partien der linken Medullarhälfte zwar zufallen, indessen sehr bald zur Bildung der Verbindungsbrücke verwerthet werden. Mit hin besteht die linke diastatische Rückenmarkspartie aus der ganzen linken Medullarhälfte und Theilen des rechten Vorderhorns und Vorderstrangs, welche dann aber später den Verbindungsstiel bilden, wogegen die rechte diastatische Rückenmarkspartie eben deshalb nicht einer rechten Medullarhälfte gleichwerthig ist, da ihr Theile des Vorderhorns und Vorderstrangs fehlen.

Auf die kaum vollendete Diastase folgt die spitzwinkelige Biegung (fünfte Beuge N_5 Fig. 3). An der Knickungsstelle selbst war das Rückenmark ein Stück weit ganz atrophisch; es ließ daher diese Partie jede normale Struktur völlig vermissen. Nach der Knickung bot aber das Rückenmark ein ganz ähnliches Bild dar, wie in dem Abschnitt unmittelbar vor der Knickung, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Diastase in beträchtlicherem Grade zu Tage trat und außerdem die dorsalen Rückenmarkspartien, also namentlich der weit aus einander klaffende Centralkanal nunmehr ventralwärts gerichtet war. Indem nun die nur durch eine lose Brücke (x Fig. 19) verbundenen Medullarhälften zwischen die diastatischen Cerebellarhälften und auf die Vierhügelplatte sich legten, entstand das eigenartige, Fig. 18 und 19 wiedergegebene Querschnitts-

bild. Ventral sind die Rückenmarkshälften überall von der Auskleidung des Centralkanals bedeckt; das hohe Cylinderepithel des letzteren kommt an dem Karminpräparat in besonders prägnanter Weise zum Vorschein. Indem sich das Ependym des Centralkanals an dasjenige des dorsal offenen Aquaeductus Silvii anschließt, bildet sich ein größerer, durchweg vom Cylinderepithel ausgekleideter Spalt, der nur auf der rechten Seite, wo eine Verschmelzung zwischen Rückenmark und Kleinhirn ausbleibt, offen ist (Fig. 12 und 13 *E*).

Durch die Verbindungsbrücke des rechten Rückenmarks wird jetzt ein Theil des ventrikelartigen Raumes abgetrennt, und es entsteht eine langgezogene, von Ependym bekleidete Höhle zwischen linkem Rückenmark und linker Brücken- resp. Oblongatahälfte.

Die das Dach des vierten Ventrikels bildenden Rückenmarkshälften sind jede für sich in der Entwicklung ziemlich weit fortgeschritten. Die graue Substanz lässt zur Noth eine Scheidung in Vorder- und Hinterhorn erkennen, sie ist indessen reich an Ganglienzellen, die im medialen Abschnitt (Vorderhorn) gruppenförmig angeordnet und von einem ziemlich dicken Markmantel umgeben sind. Die Rückenmarkshälften, die früher noch indirekt durch die Brückentheile unter sich in Zusammenhang standen, trennen sich jetzt vollständig und gleichzeitig mit ihnen auch die Oblongatahälften. Scheinbar kommt beiden Medullarhälften hier kein Centralkanal zu; es stellt indessen, wie oben gezeigt wurde, der Spalt zwischen den einander zugekehrten Rückenmark- und Oblongatatheilen genetisch einen stark modificirten Centralkanal dar und weist auch thatsächlich eine sehr schöne Cylinderepithelauskleidung auf, die sich über die ganze unregelmäßig ausgebuchtete Höhlenpartie ausdehnt.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit der rechten Rückenmarkshälfte zu, so zeigt sie auf dem Querschnitt Fig. 17 ein außer ordentlich instruktives Bild (die linke Hälfte verräth zwar die gleichen anatomischen Verhältnisse; doch ist sie in ungünstiger Schnittrichtung zerlegt). Der Vorderstrang enthält durchweg starke markhaltige Fasermassen, dessgleichen der Hinterstrang, von dem aus eine Menge Fasern (hintere Wurzeln) in das Hinterhorn einstrahlen. Hinter- und Vorderhorn haben auch viele gut entwickelte Ganglienzellen. Die Verwachsung zwischen Medulla spinalis und der dieser zufällig anliegenden Oblongata wird immer inniger (Fig. 16—14), die Verbindungsbrücke mächtiger; es kommt sogar zu einem überaus reichen Faseraustausch zwischen Rückenmark und Oblongata.

Einige Millimeter weiter in der geschilderten Richtung (nach Weisung des Pfeils in Fig. 6) ist zu beobachten, dass eine kleine Ausstülpung zwischen Rückenmark und Oblongata sich hineinschiebt und bald darauf sich zu einem Nebencentralkanal abschnürt (Fig. 13). Von dieser Verbindungsstelle mit dem äußeren Ependym aus geht der neu entstandene Centralkanal eine sehr lange Strecke capitalwärts (nach Weisung des Pfeils Fig. 6) weiter, dagegen nur eine kleine Strecke in entgegengesetzter Richtung weiter¹⁾. Das Cylinderepithel des Ependyms erstreckt sich saumartig über die ganze mediale Partie der anliegenden Rückenmarkshälfte und endigt, auf der dorsalen Höhe angelangt, ganz unvermittelt. In ähnlicher Weise sieht man die Decke der Oblongata über das ganze Tuberculum acusticum bis zum vorderen Acusticuskern ebenfalls durch Cylinderepithel ausgekleidet (Fig. 13 *Ep*).

Zwischen Oblongata und Rückenmark findet ein stellenweise recht bedeutender Faseraustausch statt; doch lassen sich die bogenförmig hinüber- und herüberwandernden markhaltigen Faserbündel nicht mit genügender Sicherheit identificiren; noch weniger gelingt es, ihr schließliches Ziel festzustellen (*arc* Fig. 13).

Wir nähern uns nun allmählich der Knickungsstelle (N_1 Fig. 2), an deren entsprechender Stelle an der Schädelbasis ein ganzes Konvolut von Nervenwurzeln zu finden war. Dem entsprechend zeigt auf dem mikroskopischen Bilde das hier besonders schön entwickelte Rückenmark eine große Anzahl von derben markhaltigen Fasern, die aus dem Vorderhorn hervorgehen (Fig. 11 *v. W.*). An der Knickungsstelle wendet sich das Rückenmark medialventralwärts, die Oblongata dagegen lateral und dorsal. Die vorderen Wurzeln durchsetzen rücksichtslos jene Lücke, welche an der medialen Seite zwischen Rückenmark und Oblongata besteht (Spalt Fig. 11) und der ganzen Entwicklung gemäß kein Ependym besitzt. Da aber die vorderen Wurzeln nur den peripheren Theil der Lücke durchsetzen,

¹⁾ Wäre der einzige Schnitt 138,4 der Serie durch Zufall verunglückt, so hätte keine Beziehung zwischen diesem neuen Centralkanal und dem alten nachgewiesen werden können, wie das jetzt bei erhaltenem Präparat so überaus deutlich gezeigt werden kann. Ich führe dies an, um wieder einmal den Nutzen einer ununterbrochenen Schnittserie zu demonstrieren; zugleich aber bestärkt es uns in der Ansicht, jeder neue auftretende Centralkanal ist ein hohler abgeschnürter Spross eines schon bestehenden Centralkanals. Es zeigt also der Centralkanal mindestens in seinen pathologischen Verzweigungen und Verdoppelungen ein drüsenartiges Wachsthum.

um dann mit der Oblongata innige Verwachsungen einzugehen, so gestaltet sich der centrale Theil der Lücke (Spalt Fig. 11) zu einem ependymlosen Raum, der rings von Nervensubstanz eingeschlossen ist und in seinem Inneren nur Gefäße birgt.

Mit der innigen Verwachsung von Rückenmark und Oblongata ist auch die Umbiegungsstelle (N_4 Fig. 2) erreicht. Bei der Betrachtung der mikroskopischen Bilder ergibt sich mit Gewissheit, dass diese Partie wirklich dem Übergang von Medulla spinalis und Oblongata entspricht. Auf den Schnitten lassen sich auf der medialen Seite noch Rückenmarkstheile, namentlich das Hinterhorn, erkennen, und auf der lateralen sieht man schon die Wurzel des Trigeminus und den Hypoglossus in die Schnittfläche fallen. Der XII. Nerv präsentirt sich hier genau wie eine vordere Wurzel; er legt sich auch an die vorderen Wurzeln an, zieht mit denselben in gleicher Richtung und lässt sich bald nicht mehr von ihnen sondern. —

In den Schnittebenen durch die äußerste Spitze (N_4 Fig. 2) selbst sind die verschiedenen Bestandtheile nach ihrer anatomischen Bedeutung nicht mehr aus einander zu halten, indem hier die Schnittebene vom Querschnitt zum Längsschnitt und sofort wieder zum Querschnitt umspringt, wodurch eine Orientirung nahezu unmöglich wird.

b. Die Oblongata und Vierhügelregion.

Die beiden Oblongatahälften liegen an der Umbiegungsstelle N_4 (Fig. 2 und 8) weit aus einander, und es erstreckt sich ihre capitalwärts successive abnehmende Spaltung bis zum Ganglion interpecundulare. Die ebenfalls gespaltenen und mit den Oblongatahälften verlötheten Rückenmarkshälften liegen jenen dorsal an; auf der lateralen Seite jeder Medulla oblongata-Rückenmarkshälfte hängt eine verhältnismäßig wohl ausgebildete Kleinhirnhemisphäre. Rechts besteht zwischen Rückenmark, Oblongata und Kleinhirn ein weiter von Ependym bekleideter lateral offener Raum, der genetisch dem vierten Ventrikel entspricht, wie im vorigen Abschnitt geschildert wurde; links besteht zwischen den drei Gebilden nur eine enge, von hohem Cylinderepithel ausgekleidete Spalte, genetisch eine atypische Hälfte des vierten Ventrikels, die ihre Gestalt und Abgrenzung den verschiedenen Verlöthungen zwischen Rückenmark und Kleinhirn einerseits und zwischen Kleinhirn und Oblongata andererseits verdankt (Fig. 18 Sp.).

Es dient der folgenden Beschreibung als Grundlage die rechte

Oblongata-Kleinhirnhälfte, indem die linke in Folge unglücklicher Schnitttrichtung alle Verhältnisse sehr viel undeutlicher zeigt.

Sämmtliche in der Oblongata und Vierhügelregion entspringenden Nerven zeigen dem Alter entsprechende Entwicklungsstufen und sind relativ leicht zu identificiren.

Der Hypoglossuskern (*XII* Fig. 12—14) zeigt meist große dreieckige Ganglienzellen, aus denen die *XII*. Wurzel (Fig. 11—15 *XII*) hervorgeht. Wie bereits hervorgehoben wurde, lässt sie sich nicht überall deutlich von den vorderen Wurzeln des Rückenmarks abgrenzen.

Die sogenannten sensibeln Endkerne des IX. und X. Hirnnerven bilden eine ununterbrochene, nicht scharf abgegrenzte graue Säule, die allmählich ins centrale Höhlengrau übergeht. Der Nucleus ambiguus ließ sich nicht auffinden, dagegen war der motorische IX. und X. Kern (*X* Fig. 13) deutlich zu erkennen.

Das Solitärbandel (*F.s* Fig. 12—14) ist schön entwickelt; auch legt sich ihm eine deutliche Substantia gelatinosa an.

Vom Acusticus ist die mächtig entwickelte Labyrinthwurzel (*VIII* Fig. 16) unschwer aufzufinden, sie erstreckt sich gegen das centrale Höhlengrau. Das Tuberculum acusticum nebst dem ventralen VIII. Kern (Fig. 13—16 *VIII.v*) gehören zu den Gebilden, die sich mit am sichersten bestimmen ließen; auch die Striae acusticae sind sichtbar, doch noch nicht markhaltig. Aus dem vorderen Acusticus Kern strahlt das Corpus trapezoides in klarer Weise aus (*C.t* Fig. 12—16); doch lässt es sich von den äußeren Bogenfasern (*F.a.e* Fig. 11—12) nicht überall genau abgrenzen. Der Trapezkern (*N.t* Fig. 15) ist aufzufinden und zeigt viele schön entwickelte Ganglienzellen.

Der Facialis (Fig. 15—16 *VII*) ist mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit zu erkennen; sein Kern (*VII.K* Fig. 15—16) hat große, runde, nestförmig angeordnete Ganglienzellen, aus denen die Wurzel in bekannter Weise zum Knie aufsteigt; letzteres und der übrige Verlauf bis zum Austritt heben sich sehr deutlich ab.

Der Abducens (Fig. 16 *VI*) zeigt einen gut entwickelten Kern und deutlich daraus hervorgehende Wurzelfasern.

Der Trigemini (*V* Fig. 11—20) präsentirt sich als ein mächtiger Nerv, und alle seine Theile lassen sich gut erkennen. Weit unten in der Oblongata schon sieht man den halbmondförmigen Querschnitt der aufsteigenden Quintuswurzel (Fig. 11 ff. *V.asc*), deren einzelne Fascikel etwas zerklüftet und in ihrem ganzen Umfange

nicht leicht zu begrenzen sind. Die anliegende Substantia gelatinosa bietet in ihrem Bau nichts Besonderes, nur vermisst man in ihr die unter normalen Verhältnissen corticalwärts aufsteigenden Fascikel von feinerem Kaliber; in höheren Ebenen sieht man Vagus- und Glossopharyngeus-Bündel diese Wurzel durchsetzen. In der Ponsgegend sodann bemerkt man sowohl den motorischen Kern als auch den sogenannten sensiblen Endkern (Fig. 17 *s. V.K*) nebst den zugehörigen Wurzeln; letztere vereinigen sich zur gemeinsamen V. Wurzel (*V* Fig. 17 und 18). Auch die absteigende Trigeminus-Wurzel (Fig. 17—20 *V.desc*) mit ihren großen, bläschenförmigen Ganglienzellen, die vereinzelt oder in kleinen Gruppen liegen, ist ungemein deutlich zu erkennen und zwischen diesen kleinen Ganglienzellhaufen bis in die Vierhügelgegend zu verfolgen. Was die MEYNERT'schen Quintusstränge anbetrifft, so ließen sich dieselben nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit eruiren; möglicherweise sind sie in dem mit *BA* (Fig. 17), Bindearm, bezeichneten Faserzug theilweise mitenthaltten.

Nicht weniger klar als die Ursprungsverhältnisse des Trigeminus sind die des Trochlearis und Oculomotorius; Kerne und Wurzeln sind in ganz charakteristischer Weise gebaut. Die Ganglienzellen sind durchweg gut entwickelt und ziemlich typisch gruppiert (Fig. 19—21 *IV.K* und *N.III, III, W.E.III*). Man kann auch den centralen Kern und die WESTPHAL-EDINGER'sche Zellengruppe bestimmen; nicht völlig sicher gelang dagegen der Nachweis von gekreuzt abgehenden Wurzeln. Sämmtliche Wurzeln sind markhaltig. Das hintere Längsbündel (*H.L* Fig. 13—15; 19—21) legt sich dem IV. und III. Kern ventral an und ist reich an markhaltigen Fasern.

Die untere Olive ist in ihren caudalen Abschnitten gut, in den capitalen Partien weniger deutlich ausgebildet (Fig. 13—15 *O*). Eine große Zahl von Nebenoliven, ja man kann sagen von eigentlichen Heterotopien von Olivensubstanz sind unschwer zu erkennen. Die der Olive entstammenden und für das gegenüberliegende Corpus restiforme bestimmten Bogenfasern lassen sich deutlich erkennen; sie gehen indessen statt zu ihrem eigentlichen Ziele (gekreuztes Corpus restiforme), allem Anschein nach in Gesellschaft anderer Bogenbündel, zum großen Theil in die der Oblongata anliegende Rückenmarkshälfte, und zwar durch die vordere Kommissur derselben (Fig. 11—15 *arc*). Möglicherweise wird ein Bestandtheil dieses ganzen in das Rückenmark über-

gehenden bogenförmigen Zuges auch gebildet vom spinalen Antheil des Brückenarmes.

Sämmtliche Bogenbündel, die aus der Olive hervorgehen, sind markhaltig und bleiben es bis zu ihrer Auflösung im Vorderhorn der anliegenden Rückenmarkshälfte. Die Fasern sind hier also ausgewachsen im Sinne des geringsten Widerstandes und haben bei dieser atypischen Entwicklung ihre volle Reife erlangt.

Von den Kernen der Hinterstränge ist die laterale Abtheilung des Kerns der BURDACH'schen Stränge gut entwickelt (Fig. 11—13 *l.B.K.*); dagegen sucht man vergeblich in der übrigen wenig differenzirten grauen Anlage der Hinterstrangkern nach einer medialen Abtheilung des BURDACH'schen Kerns (v. MONAKOW) und auch nach einem deutlich gebildeten Kern der zarten Stränge.

Das Corpus restiforme ist selbstverständlich in Folge des Ausfalls der aus der gegenüberliegenden Olive stammenden Fasern auffallend klein (Fig. 11—17 *C.r.*); es ist ebenso wie die aufsteigende Quintuswurzel etwas zerklüftet und auch von dieser nicht überall scharf zu trennen. Wahrscheinlich sind diese abgesprengten Theile isolirt verlaufende Antheile aus dem Seitenstrangkern, aus der inneren Abtheilung des Kleinhirnstiels (?) und aus der Kleinhirnseitenstrangbahn (letzteres ist nicht unmöglich, weil ja die jenseits der Umbiegungsstelle gelegenen CLARKE'schen Säulen vorhanden waren). Das Corpus restiforme tritt erst auf der Höhe der Trigemuskern (Fig. 17) in das Kleinhirn über, wohl wegen der ziemlich bedeutenden lateralen Verschiebung des Kleinhirns. (Das Corpus restiforme erschien zweifellos länger als unter normalen Verhältnissen.)

Von den Fasern der Pyramidenbahn, die erfahrungsgemäß aus dem Großhirn herauswächst, ist selbstverständlich nichts zu sehen; dagegen war das Stroma für dieselbe doch angelegt, bestand aber nur aus Embryonalzellen (Fig. 15 *P.*).

Auch von der Schleife ist wenig Sicheres zu sehen, was bei der mangelhaften Entwicklung der Kerne der Hinterstränge begreiflich ist; medial von der Olive finden sich wohl sagittal verlaufende Bündel; sie lassen sich aber mit der Schleife nicht ohne Weiteres identificiren; vielleicht handelt es sich hier um einen phylogenetisch alten Theil dieses Fasersystems. In den höheren Schnittebenen dagegen findet sich ein Gebilde, das nach Lage und Beschaffenheit dem Schleifenkern und der unteren Schleife topographisch am ehesten entsprechen dürfte (Fig. 22 *Sch.*).

Das centrale Höhlengrau (Fig. 12 ff. *c.H.g*) ist gut entwickelt; viele kleine, zerstreut liegende Ganglienzellen sind darin zu finden, zwischen denen markhaltige Bündel verschiedenen Ursprungs aus der Nachbarschaft einstrahlen.

Als Brückengrau (Fig. 17—19 *B.G*) darf wohl gedeutet werden jener mächtige, basal liegende Zellenhaufen (Fig. 18 *B.G*) in der Austrittsebene des Trigemini; da transversale Brückenfasern völlig fehlen, ist von einer charakteristischen Struktur dieses Gebildes nichts zu sehen¹⁾. Aus dieser Zellenmasse sieht man einen mächtigen Faserzug hervorgehen, der medialwärts verläuft und dorsal vom Ganglion interpedunculare in die nunmehr gegenüberliegende Mittelhirnhälfte übergeht. Ich vermüthe, dass es sich hier um den »Haubenantheil des Brückenarms« (v. MONAKOW) handelt (Fig. 18 *H.b.d.Br.A*). Der Brückenarm (Fig. 18—19 *Br.A*) ist gut sichtbar, namentlich bei seinem Übertritt ins Kleinhirn.

Der Locus coeruleus und die Formatio reticularis weichen in ihrer Bildung von der Norm nicht nennenswerth ab (Fig. 17—20 *L.c*), sie zeigen gut entwickelte Ganglienzellen in ziemlich normaler Anordnung.

Der rothe Kern der Haube (Fig. 20—21 *N.r*) ist unschwer zu erkennen; derselbe wird wie unter normalen Verhältnissen von Oculomotoriuswurzeln zum Theil durchsetzt.

Der Bindearm (Fig. 17—19 *B.A*) ist klein, etwas abnorm gelagert (ist fast longitudinal getroffen) und zeigt eine deutliche Kreuzung, die wie unter normalen Verhältnissen der ventralen Haubenkreuzung dorsal anliegt; er lässt sich von dieser in der Kreuzungsebene (Fig. 19) nicht scharf sondern. Der Übertritt ins Kleinhirn ist auf weiter caudal liegenden Ebenen (Fig. 17) ganz schön zu sehen.

Das unpaare Ganglion interpedunculare (Fig. 18 *G.i*) ist weit besser als an normalen Präparaten zu erkennen.

Eine eigentliche Haubenstrahlung (FLECHSIG) ist nicht nachzuweisen; doch finden sich in der lateralen Peripherie des rothen Kerns (Fig. 21) nach verschiedenen Richtungen hin, namentlich ventral verlaufende Bündel (Fig. 21 *y*), eventuell der Haubenstrahlung entsprechende Bildungen.

Vom Pedunculus ist nichts zu erkennen; die Substantia nigra (Fig. 20 *S.n*) kommt daher ganz ventral zu liegen; sie ist auf-

¹⁾ Andererseits wird in Folge Wegfalls der verschiedenen Brückenfasern das Brückengrau von den aus ihm hervorgehenden Fasern isolirt und lässt sich sein Zusammenhang mit den übrigen Hirntheilen ziemlich klar übersehen.

fallender Weise gut entwickelt und zeigt eine ziemliche Anzahl ihrer bereits typisch geformten, aber pigmentlosen Ganglienzellen.

c. Das Kleinhirn.

Das Kleinhirn weicht im histologischen Bau nur sehr unbedeutend von der Norm ab. Man bemerkt zuerst eine recht beträchtliche periphere Gliaschicht, deren kleine und zahlreiche Elemente durch die Karminfarbe stark tingirt sind. Die Rinde erscheint durch die Verästelungen der Dendriten der PURKINJE'schen Zellen regelmäßig quer gestreift; diese großen Nervenzellen sind indessen nicht besonders zahlreich anzutreffen. Sehr gering entwickelt sind die Zellen der Körnerschicht; fast alle sind schlecht differenzirt, gleichwohl ist diese Schicht relativ breit. Am meisten centralwärts begegnet man endlich noch einer Anzahl bald markhaltiger, bald markloser Nervenfasern, über deren weiteren Verlauf aber nichts Genaueres ermittelt werden kann.

d. Das Zwischenhirn.

Bis zu diesen Schnittebenen war die Orientirung über die Lage und Beschaffenheit der verschiedenen Hirntheile nicht besonders schwierig. Anders verhält es sich nun in den weiter capital gelegenen Schnittebenen. Schon in den vorderen Abschnitten des Mittelhirns stoßen wir auf ungewohnte Entwicklung mancher Abschnitte, wie z. B. der Vierhügel, die, wie bereits hervorgehoben, auffallend groß, dabei aber schlecht differenzirt und in den caudalen Abschnitten gespalten erscheinen. Vollends unsicher gestaltet sich die Identificirung in den Ebenen des Übergangs vom Mittelhirn in das Zwischenhirn und in letzterem selbst, da neben abnormer Entwicklung typischer Bahnen eine ganze Reihe von seltsamen atypischen Begrenzungen grauer und weißer Substanz zu Tage tritt. Dieses Verhalten wird indessen Niemand überraschen, wenn man berücksichtigt, dass das Großhirn, das erfahrungsgemäß gerade mit dem Zwischenhirn die innigsten Beziehungen unterhält, in hohem Grade verkümmert ist, und dass das Zwischenhirn sich ohne jeden Einfluss des Großhirns entwickeln musste. Ich will mich desshalb vorwiegend auf die Beschreibung der verschiedenen Gebilde beschränken und diese etwas ausführlicher halten, damit die Untersuchung ähnlicher Objekte später daran anknüpfen kann. Bei der Deutung der oft sehr räthselhaften Gebilde wurden menschliche Fetalhirne und Gehirne von niederen Thieren zum Vergleich herange-

zogen, und so gelang es öfters unter Berücksichtigung aller Verhältnisse unklare Gebiete wenigstens theilweise zu enträthseln.

Von den Kernen des Zwischenhirns ist vor Allem das Ganglion habenulae auffallend gut entwickelt (Fig. 25 *G.h*); es bildet einen deutlichen, schon makroskopisch sichtbaren Höcker an der Oberfläche und zeigt kleine, ziemlich wohlgebildete Ganglienzellen.

Das MEYNERT'sche Bündel (= Fasciculus retroflexus, Fig. 25 —21 *M.B*) ist auf der weiten Strecke vom Ganglion habenulae bis zum Ganglion interpedunculare auf allen Querschnitten sehr schön, wie beim Kaninchen und der Katze, zu verfolgen und durch seinen Verlauf zwischen diesen beiden Ganglien mit Sicherheit zu erkennen¹⁾.

Die Faserzüge der Taenia thalami sind gut ausgebildet.

Als Corpus geniculatum internum möchte ich den lateral gelegenen Höcker (Fig. 24 *C.g.i*) ansprechen, der reichliche, gut entwickelte Ganglienzellen enthält und über dessen Peripherie markhaltige Bündel hinwegziehen (ja ein Theil derselben durchsetzt den Kern selbst). Die Mehrzahl der hier auftauchenden markhaltigen Fasern wird in der Längsrichtung getroffen (Fig. 23—24 *A.d.h.2H*, *A.d.v.2H*, *Sch*); die Bündel entsprechen im Wesentlichen der unteren Schleife und den Armen des vorderen und hinteren Zweihügels; jedenfalls lassen sie sich weiter nach vorn in diese Gebilde verfolgen.

Mehr ventralwärts liegt ein großer ovaler Kern (Fig. 22 *C.g.e*), der schalenförmig von markhaltigen, in großen Massen basalwärts ziehenden Bündeln umgeben ist. Wer eine frontale Schnittserie, die sich durch ein normales Kaninchengehirn zieht, aufmerksam betrachtet und sie mit den vorliegenden Schnittpräparaten vergleicht, muss sehr bald zu der Überzeugung gelangen, dass es sich bei diesem Gebilde um nichts Anderes als das Corpus geniculatum externum handelt. Ganz sicher wird diese Annahme durch den Nachweis der theils markhaltigen, theils marklosen Tractusfasern, die in dasselbe direkt zu verfolgen sind.

Aus dem scheinbar unpaaren Sehnerv sieht man auf Horizontalschnitten ganz deutlich sowohl nach links als nach rechts je einen Tractus opticus größtentheils ungekreuzt austreten (Fig. 25—26 *II*); einige mediale sich kreuzende Bündel (Fig. 26 Chiasma) sind aber nicht zu verkennen und sind in dieser Hinsicht die Präparate außer-

¹⁾ Die Querschnitte dieser Ebenen, z. B. Fig. 25, in denen die Bündel von MEYNERT und VICQ'D'AZYR und die Fornixbündel über einander liegen, erinnern außerordentlich an die Verhältnisse beim Kaninchen; siehe GUDDEN, Archiv f. Psychiatrie. Bd. XI, und v. MONAKOW, ibid. Bd. XII.

ordentlich klar. Jeder Tractus zieht an der Basis durch embryonales Gewebe und wohl mit anderen, schwer sicher zu bestimmenden Bündeln gemischt, sowohl, wie bereits⁸ beschrieben, in das Corpus gen. ext., als in der Richtung der Vierhügel. Letzterer Faserantheil (wohl Arm des vorderen Zweihügels) ist bis in die Nähe des vorderen Zweihügels zu verfolgen.

Die in Fig. 23 mit *M.C* bezeichneten, dem Corpus mammillare resp. dem Tuber cinereum dicht anliegenden sich kreuzenden Bündel sind wohl als MEYNERT'sche Kommissur zu deuten. Man vergesse nicht, dass es sich in den Figuren um Horizontalschnitte handelt.

Die eigentlichen Thalamuskern sind von einander noch nicht deutlich abgegrenzt, weil die sie unter normalen Verhältnissen trennenden Laminae medullares fehlen; auch lässt sich eine Sonderung des Sehhügelgrauens nach Art der Gruppierung und nach Bau der Nervenzellen nicht genauer vornehmen. Die ganze Sehhügelmasse ist zwar relativ reich an schönen gut entwickelten Ganglienzellen; immerhin wird die Mehrzahl der Elemente von Embryonalzellen und Neuroblasten gebildet; auch finden sich hier wie unter normalen Verhältnissen in den dorsalen Partien vorwiegend kleinere, dicht an einander liegende, in den ventralen Theilen mehr größere und weiter aus einander liegende Ganglienzellengruppen; schärfere Abgrenzungen sind aber nirgends zu sehen. Was aber hier vor Allem auffällt, ist Folgendes. Aus dem ganzen mächtigen Thalamus strömen starke markhaltige und marklose Fasern ventralwärts (Fig. 27—28). Es sind das ohne Zweifel Fasermassen, welche ursprünglich die Bestimmung hatten, als Projektionsfasern aus dem Sehhügel in das Großhirn einzustrahlen, die aber mit Rücksicht auf die Bildungshemmung der Großhirnblase und die mangelhafte Verbindung zwischen dieser und dem Zwischenhirn eine ganz atypische, basale Wachstumsrichtung eingeschlagen haben. Die Verlöthungsstelle zwischen der Großhirnblase und dem Zwischenhirn ist nämlich eine überaus schmale und liegt ganz basal; eine eigentliche innere Kapsel ist daher nicht zu finden (Fig. 27—28). Ein großer Theil der soeben geschilderten ventralwärts konvergirenden Faserzüge (atypische Sehhügelstrahlung) strömt an der Basis zusammen, biegt sich um, kreuzt sich ganz unregelmäßig mit dem entsprechenden Bündel der anderen Seite, um schließlich in der basalen, aus lauter Embryonalzellen bestehenden Verbindungsplatte (Fig. 28 *V.P.*) blind und wie abgeschnitten zu endigen. Diese basal ziehende Fasermasse ist wohl nichts Anderes als eine missbildete

innere Kapsel, deren sonderbare Gestaltung hauptsächlich durch die Abschnürung der Zwischenhirnblase von der Großhirnblase bedingt wurde. Nicht zu verwechseln ist diese Kreuzung mit dem Chiasma und den Tractus optici, welche viel weiter caudalwärts liegen.

Im Thalamus, namentlich aber auch im Großhirn und auch in anderen Hirntheilen, findet man zerstreut liegende unregelmäßig konfigurirte Stellen, die sich bei Behandlung mit Karmin als dunkle Flecken besonders stark abheben. Bei stärkerer Vergrößerung präsentirten sie sich als ganz feines Faserwerk, in welchem kleine, runde Zellen (Gliaelemente) eingelagert sind. Offenbar handelt es sich um ein inselförmig angeordnetes Gliagewebe und vielleicht um einen Anfang von Bildungen, aus denen die diffuse Sklerose hervorgeht. Das Verhältnis von Ganglienzellen zu Gliazellen ist in den weniger differenzirten Partien, namentlich des Sehhügels, überhaupt oft ein sehr wechselndes. Bald sieht man Zonen von gut entwickelten Ganglienzellen mit mäßiger Gliabildung, bald wieder solche, in denen beide Arten Elemente in annähernd gleicher Zahl vertreten sind, und endlich solche, in denen Nervenzellen auf weite Strecken überhaupt fehlen und das Gewebe aus nichts Anderem als aus kleinen runden Elementen, Embryonalzellen und Gliazellen zusammengesetzt ist (die oben geschilderten Inseln von Gliagewebe). Dieses Verhalten lässt sich am ehesten verstehen, wenn man berücksichtigt, dass Ganglienzellen und Gliazellen aus gemeinsamen indifferenten Mutterzellen hervorgehen und somit eigentlich »Geschwister« sind. Diese dicht gruppirten Rundzellen wären dann eventuell als im Wachsthum stehen gebliebene Mutterzellen, eventuell als pathologische Produkte letzterer (schlecht entwickelte Neuroblasten und dergleichen) zu betrachten (VIGNAL, SCHAPER u. A.).

Die Corpora mammillaria bilden zwei in der Längsrichtung mangelhaft abgetrennte und auch im Übrigen ungenügend differenzirte graue Massen, aus denen besondere Kerne (lateral und medialer Kern) nicht abzutrennen sind. Im Centrum des theilweise unpaaren Gebildes trifft man eine ganze Reihe von kleinen Abschnürungen und Fortsätzen des dritten Ventrikels. Die beiden Hauptbündel aus dem Corp. mammillare, nämlich das VICQ' D'AZYR'sche Bündel und die Fornixsäulen gehen in ziemlich klarer Weise aus demselben ab, und zwar liegt das VICQ' D'AZYR'sche Bündel nicht wie gewöhnlich medial, sondern mehr lateral vom Corpus mammillare, während die Fornixsäulen mehr aus den centralen Partien des Ganglions im Anfang paarig entspringen, kurz vor dem Übergang in das Großhirn

aber konfluieren (*F* Fig. 25) und so scheinbar unpaarig verlaufen. Beim Übergang in das paarig angelegte Ammonshorn spalten sich die Fornixbündel als Fimbriae von Neuem (*F* Fig. 28). Eine Kreuzung von Fornixfasern in den hinteren Ebenen des Corpus mamillare ist nicht vorhanden. Die verschiedenen von GUDDEN abgetrennten Fornixbündel lassen sich nirgends deutlich abgrenzen.

Das VICQ' d'AZYR'sche Bündel steigt Anfangs als gut abgegrenzter Strang (*V.A* Fig. 22) empor, zersplittert sich aber sehhügelwärts in dünne Fascikelchen, wodurch der Querschnitt ungewöhnlich groß ausfällt, und verliert sich sodann in der grauen Masse des Thalamus.

Die Commissura posterior ist deutlich, wenn auch dünner als normal, entwickelt und geht in das tiefe Mark des vorderen Zueihügels über.

Der LUXS'sche Körper ließ sich mit Sicherheit nicht auffinden, was begreiflich ist, da Linsenkern, Corpus striatum und Mandelkern so zu sagen fehlen.

e. Großhirn.

Linsenkern, Corpus striatum und Mandelkern sind, wenn überhaupt, ganz mangelhaft entwickelt und als anatomische Gebilde durchaus nicht abzugrenzen. Die basale Partie der Großhirnblase, in der sie möglicherweise mit enthalten sind, präsentirt sich als eine dünne, nur aus Embryonalzellen bestehende Platte (*V.P* Fig. 28), an der irgend welche an die erwähnten Gebilde erinnernde Wölbungen nicht zu erkennen sind.

Während das ganze übrige Großhirn eine unpaare dünnwandige Blase darstellt, ist das Ammonshorn (Fig. 29) deutlich paarig angelegt, verhältnismäßig sehr mächtig; auch überragt es hinsichtlich seiner inneren Gestaltung alle übrigen Rindentheile um ein Bedeutendes. Die Wölbung der Fascia dentata ist leicht nachweisbar; es lassen sich in derselben zahlreiche Körner und auch einzelne größere Nervenzellen erkennen; doch ist eine scharfe Zeichnung der verschiedenen Schichten noch nicht vorhanden. Die Bündel der Fimbria enthalten markhaltige Fasern. Die basal sichtbare Furche (*F.H* Fig. 28) ist wohl am richtigsten als erster Anfang einer Fissura Hippocampi zu deuten. Im eigentlichen Ammonshorn stößt man bei mikroskopischer Betrachtung auf eine ganze Menge von wohlgebildeten Ganglienzellen, die als eine Schicht von parallel liegenden Pyramidenzellen und Körnern imponirt (Stratum cellular. pyramidal. + Stratum radiatum).

Die Wand des Großhirnmantels zeigt im gehärteten Zustand eine Dicke von 8 mm. Mark und Rinde sind nicht scharf differenziert; die Rinde zeigt deutlich den Schichtentypus und zwar sind zu erkennen (Fig. 42):

- a) die Ependymschicht, in welcher neben Gliaelementen auch ganglienzellenförmige Zellen sich erkennen lassen.
- b) eine der Schicht der kleinen Pyramiden entsprechende Zone. Hier sind nur vereinzelt gut ausgebildete Pyramidenzellen nachweisbar. Das Gewebe besteht größtentheils aus Neuroblasten und ganz dicht an einander gelagerten Embryonalzellen,
- c) die Schicht der großen Pyramidenkörper, die dritte Rindenschicht, die am besten entwickelt ist. Die Zellen verrathen hier deutlich Pyramiden- oder Dreieckform, zeigen oft lange protoplasmatische Fortsätze und liegen gruppenweise. Zwischen den Zellen sieht man feine radiäre, stellenweise sogar markhaltige Bündel (interradiäres Flechtwerk?),
- d) die vierte Schicht, die sich durch außerordentliche Dicke und ein sehr zartes molekuläres Stroma auszeichnet. In diesem liegen eingebettet alle möglichen Formen von zelligen Elementen, sehr viele bläschenförmige Rundzellen, Neuroblasten, seltener auch Bildungen, die von normalen multipolaren Ganglienzellen nicht sehr abweichen. Die Elemente liegen hier bei Weitem nicht so dicht, wie in der zweiten und dritten Schicht. Von Tangentialfasern und vom BAILLARGER'schen Streifen ist selbstverständlich nirgends eine Spur zu finden.

Der geschilderte Typus der Schichten erleidet zwar in einzelnen Windungstheilen leichte Abweichungen, im großen Ganzen aber bleibt die geschilderte Anordnung gewahrt; nur die Rinde des Frontallappens macht hiervon eine Ausnahme. Hier sind deutliche Schichten überhaupt nicht abzugrenzen und besteht die ganze Wand aus ziemlich gleichmäßig angeordneten Embryonalzellen.

Die einzelnen Schichten entsprechen in ihrer Ausdehnung nicht ohne Weiteres den Verhältnissen in der gesunden Rinde des Erwachsenen oder des Kindes, sondern die Schichten in unserem Präparat sind auch absolut dicker. Am mächtigsten ist die vierte Schicht, welche ein gutes Drittel der Hemisphärenwand einnimmt. Es macht den Eindruck, als beginne das Auswachsen der Fasern hauptsächlich aus den Elementen der dritten Schicht; wenigstens befinden sich hier die am weitesten fortgeschrittenen Elemente, wogegen in der tiefen Schicht

von einem Auswachsen von Fasern noch wenig die Rede ist. Einzelne Elemente in der dritten Schicht haben eine Ausdehnung, die nicht viel kleiner ist als in der Rinde des Erwachsenen.

Histologisch zeigen sich in allen jenen Gebilden unseres Präparates, wo sich aus den embryonalen Zellen Ganglienzellen entwickeln, sehr merkwürdige Verhältnisse. Zunächst sieht man rundlich ovale, bläschenförmige Zellen (Fig. 40 und 41), deren Protoplasma sehr fein ist und kaum bemerkt wird; dann in der Mitte der Zelle einen rundlichen, mit Karmin tief tingierten Kern. Um solche bläschenförmige Zellen legen sich nun halbmondartig schalenförmige Gebilde, die mit Karmin ebenfalls intensiv tingiert werden und oft sehr lange Ausläufer aufweisen. Meist umfassen zwei solcher Schalen auf dem Querschnitt die bläschenförmige Zelle. Auf anderen Entwicklungsstadien sind die Schalen verschmolzen und an Masse viel mächtiger; sie umfassen rings die helle bläschenartige Zelle, deren Protoplasmasaum durch die schalenförmigen Gebilde sehr eingeengt wird, so dass der große Kern nur noch durch eine schmale helle Zone von den tief gefärbten Schalen getrennt ist. Auf diesem Stadium zeigt das ganze Gebilde, Bläschenzelle + Schalen, schon mehrere große Ausläufer. Endlich findet man an solchen Stellen auch fertig entwickelte Ganglienzellen, die sich in nichts von den eben geschilderten Elementen unterscheiden, als durch den Mangel der schmalen hellen Zone.

Man kann sich beim Studium dieser Bilder des Eindrucks nicht erwehren, es möchten diese bipolaren Gebilde in Entwicklung begriffene Ganglienzellen sein. Es wären dann die Schalen als nach zwei Seiten auswachsende Nervenfortsätze (eventuell Protoplasmafortsätze) der Zellen anzusprechen, die wegen ihrer, vom übrigen Protoplasma der Zelle verschiedenen chemischen Zusammensetzung anders auf Karmin reagiren, als das Protoplasma in unmittelbarer Nähe des Zellkerns. Indessen ist auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass es sich hier um eine ungleichartige Einwirkung der Härtungsflüssigkeit auf die verschiedenen Abschnitte der Zelle handelt, eventuell dass das Protoplasma in der Umgebung des Zellkerns in Folge postmortaler Veränderungen sich etwas verflüssigt hat¹⁾.

¹⁾ Über ähnliche Bilder (bläschenförmige, sich blass färbende Zellen mit einer Art schalenförmigem »Randkern« in der Peripherie) bei Embryonen und auch bei erwachsenen Individuen haben mehrere Forscher berichtet (HUBRICH, FOREL, GANSER, FRIEDMANN, SCHAPER u. A.). Besonders häufig sah GANSER

Noch darf ich bei der Beschreibung des Objectes die eigenthümlichen Bildungen der Hirnhöhlen und des Centralkanals nicht vergessen. Die Form des letzteren ist fast nirgends normal; aber überall zeigt er schönes Ependym, was übrigens auch von den Ventrikeln im Gehirn gesagt werden kann. Schon früher wurde darauf hingewiesen, wie der Centralkanal durch die Diastase des Rückenmarks eine eigenthümliche Gestaltung angenommen hat und wie im Bereich der Oblongata jene seltsamen Ausbuchtungen und Einstülpungen entstanden sind, die genetisch theilweise dem vierten Ventrikel entsprechen, theilweise aber auch ganz atypische Bildungen darstellen und die bis weit in die Haubenregion hinauf reichen. Im Besonderen sei hier aufmerksam gemacht auf die Seitentaschen und die mehrfachen, vom dritten Ventrikel ausgehenden und in die Gegend zwischen den Corpora mammillaria sich einsenkenden Schläuche, bestehend aus Ependymepithel (Fig. 24 C.c); letztere zeigen Abschnürungen und Seitenfortsätze und erscheinen in ihrem Inneren hohl. Frontal von der hinteren Kommissur eröffnet sich der vierte Ventrikel, resp. der Aqueductus Silvii dorsalwärts und ist die Auskleidung mit Cylinderepithel noch eine Strecke weit auf der Oberfläche des Sehhügels (Fig. 25 C.c) zu verfolgen; weiter nach vorn verschwindet sie allmählich. In Fig. 25 sind auch auf der ventralen Seite noch zwei schon viel früher abgeschnürte Verästelungen des dritten Ventrikels zu sehen (Fig. 25 C.c₁), die aber auch wieder verschwinden. Die Innenseite der Großhirnblase ist ebenfalls mit einer ziemlich mächtigen Ependymschicht bekleidet. —

Wenn wir die für das Verständnis der Missbildung wesentlichsten Punkte aus der anatomischen Schilderung zusammenfassen, so zeigt das Präparat zunächst alle für die Cyclopie charakteristischen Merkmale: in einer gemeinsamen Orbita liegen zwei verschmolzene Bulbi; aus dem Doppelauge geht ein scheinbar unpaarer Sehnerv hervor, der sich am Tuber cinereum in zwei Sehstreifen theilt. Das Großhirn stellt eine unpaare, in der Entwicklung gehemmte Blase dar, und auch im Zwischenhirn ist die Längsfurchung nicht vollendet. Nun zeigen die cyclopischen Missbildungen hinsichtlich des Grades

solche Gebilde im centralen Höhlengrau des dritten Ventrikels bei den Nagern. Er schildert sie in durchaus treffender Weise und betrachtet sie als theilweise durch Härtung erzeugte künstliche Bildungen (Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morpholog. Jahrb. Bd. VII. pag. 618 ff.).

der Verschmelzung der Bulbi, sowie hinsichtlich der Entwicklungshemmung des Großhirns zahlreiche Abstufungen. Es giebt Formen, bei denen eine Zweitheilung der Bulbi kaum angedeutet ist und das Großhirn jede Furchenbildung vermissen lässt, eine glatte, dünnwandige Blase darstellt, und bei denen auch das Zwischenhirn ganz ungenügend differenzirt ist. Andererseits giebt es aber auch höher entwickelte Cyclopen, bei denen das Großhirn den Schädelraum fast völlig ausfüllt und nur das Klein- und Mittelhirn nicht deckt, bei denen das Vorderhirn unpaarig, Hinterhaupt- und Schläfenlappen aber doppelt angelegt sind, und die Oberfläche plumpe, regellose, immer longitudinal verlaufende Furchungen trägt. Zu dieser letzteren Stufe gehören eigentlich schon die meisten Fälle von angeborenem Balkenmangel (sie bilden die oberste Stufe der unvollständigen Furchung).

Unser Präparat darf als Cyclopie mittleren Grades aufgefasst werden; denn das Doppelauge zeigt bei eben angedeuteter Längsfurchung doch zwei deutlich getrennte Corneae. Auch die Störungen in der Entwicklung des Großhirns sind nicht in maximalen Graden ausgesprochen, indem noch Andeutungen von Furchen vorhanden sind und in der Hemisphärenwand an vielen Stellen nicht nur gut entwickelte Nervenzellen, sondern auch eine deutliche Gliederung derselben zu Rindenschichten nachgewiesen werden können.

Unser Präparat repräsentirt nun aber nicht nur eine interessante Stufe der Cyclopie, sondern es verräth noch eine andere morphologische Abnormität, über welche bisher in der Litteratur Aufzeichnungen fehlen. Es fand sich nämlich einerseits eine ganz seltsame Verschmelzung der Schädelbasis mit einem großen Theil der Wirbelsäule zu einem Gebilde (welches bei flüchtiger Betrachtung einer leicht unregelmäßigen Schädelbasis ähnlich sah, Fig. 4), andererseits eine dieser Verschiebung und Krümmung der Wirbelsäule entsprechende Einstülpung des ganzen Cervicalmarkes und eines großen Theils des Dorsalmarkes in die Schädelhöhle, eine sogen. »Fünfbeugenbildung« (v. MONAKOW)¹⁾. Das doppelt umgebogene Stück des Rückenmarks zeigte zwei pathologische Krümmungen, nämlich eine ventrale und eine dorsale Nackenbeuge, N_4 und N_5 ; es legte sich auf die Oblongata, das Hinter- und Mittelhirn und bildete, indem es sich keilförmig zwischen die beiden Kleinhirnhälften eingeschoben hatte, ein richtiges Dach des vierten Ventrikels. — Erst jenseits der Vierhügelplatte bog sich der caudale

¹⁾ Wien. med. Wochenschrift. 1896. Nr. 51.

Abschnitt des Rückenmarks spitzwinkelig um und zog sich in den Wirbelkanal zurück. — Gleichzeitig waren die Oblongata und die Kleinhirnhemisphären in der Medianlinie vollständig gespalten, diastatisch und stark lateralwärts gedrängt; eine Abnormität, die bisher ebenfalls noch nie beschrieben worden ist.

An die Verschmelzung der Schädelkapsel mit einem Theil der Wirbelsäule knüpften sich eine Reihe von interessanten Einzelfragen, zunächst die, wie viele und welche Wirbel waren wohl an der Verschmelzung betheiligt? Dies ließ sich nicht genau und nur auf Umwegen berechnen, weil in dem Abschnitt, wo die Verschmelzung stattfand, die einzelnen Wirbel nicht mehr als solche zu erkennen waren, mit Ausnahme der zwei letzten, die noch deutlich getrennt sich abhoben. So lag es nahe, aus der Zahl der in der Wirbelsäule fehlenden Wirbel sich ein Urtheil über die Anzahl der mit der Schädelbasis verschmolzenen zu bilden. Die Wirbelsäule des Rumpfes, welche, wie Fig. 4 zeigt, ganz ungewöhnlich kurz ist, ließ nur sieben deutlich getrennte Wirbel erkennen, von denen die beiden letzten ungewöhnlich schmal waren und vielleicht zum Sacrum gehörten. Nach dieser spärlichen Zahl müsste die ganze Dorsalwirbelsäule mit dem Schädel verwachsen sein; nur die fünf Lendenwirbel würden der Verschmelzung nicht angehören. Nun wäre es aber nicht unmöglich, dass bei dem Fötus mehrere Wirbel einfach fehlten (Agenesie), resp. dass in jenen sieben Wirbeln eine größere Anzahl von nicht abgeschnürten repräsentirt wäre; wissen wir doch aus den Untersuchungen von v. RECKLINGHAUSEN (Über Spina bifida. VIRCHOW's Archiv. Bd. 105), dass Verschmelzungen und Agenesien von Wirbeln bei Missbildungen mit Diastatomyelie und verschiedenen Formen von Rhachischisis etc. sehr gewöhnlich sind. Ein sicherer Schluss könnte also auf diesem Wege nicht gewonnen werden. Näher lag es, aus der Zahl der austretenden Nervenpaare diejenige der vorhandenen Wirbelkörper zu ermitteln. An der scheinbaren Schädelbasis konnte man ganz deutlich zehn austretende Spinalnerven zählen; außerdem fand sich aber an der Umbiegungsstelle noch ein ganzes Konvolut Spinalnerven, die sich nicht deutlich von einander trennen ließen. Mithin war auch so ein exaktes Resultat nicht zu erhalten, und ein dritter Versuch, die Spinalganglien zur Beantwortung der Frage heranzuziehen, scheiterte an dem Umstande, dass das werthvolle Präparat an der Wirbelsäule nicht zerstört werden durfte. Gleichwohl war auf Grund der oben geschilderten Zählungen anzunehmen, dass in Wirklichkeit $10 + x$ Wirbel (und x sicher nicht kleiner als 5) mit dem

Schädel verschmolzen waren; mit anderen Worten, es ergibt sich mit der größten Wahrscheinlichkeit, dass die ganze Halswirbelsäule und die größere Hälfte der Brustwirbelsäule mit der Schädelkapsel verschmolzen sind.

An die erörterte schließt sich eng die zweite Frage, welche Abschnitte des Rückenmarks sind in die Schädelkapsel eingestülpt? Auch hierauf kann eine exakte Antwort nicht gegeben werden; immerhin darf schon ohne Weiteres angenommen werden, dass auch derjenige Abschnitt des Rückenmarks, welcher der verschmolzenen Wirbelsäule entspricht, in die Schädelkapsel hineingelangte. Dafür spricht die allgemeine Überlegung, dass die Wirbelsäule nicht unabhängig vom Medullarrohr angelegt wird, sondern metamer und in vollständiger Abhängigkeit von ihr. Zweifellos war die abnorme Biegung des Medullarrohres das Primäre; sie gab die Veranlassung, dass die ihr entsprechenden Wirbelanlagen in den Bereich der sich bildenden Schädelkapsel gelangten und mit derselben zu einem Gebilde verschmolzen. Nach unseren früheren Erörterungen hatte die halbe Dorsalwirbelsäule an dieser Verschmelzung theilgenommen. Es dürfte also auch die Hälfte des Dorsalrückenmarkes sich noch innerhalb der abnormen Schädelkapsel befinden, womit das histologische Bild in so fern übereinstimmt, als die CLARKE'schen Säulen, jene nur im Dorsalmark vorhandenen Gebilde, sowohl im extra- als im intracapsulär gelegenen Medullarmark sehr gut erkennbar waren.

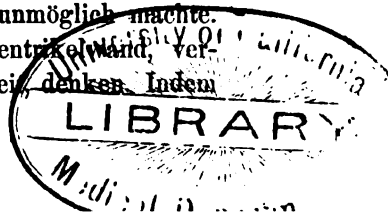
Einer Erörterung bedürfen ferner die abnormen Beugungen des Medullarrohres, für welche die Litteratur kein anderes Beispiel aufweist. Die erste abnorme, anscheinend ganz unvermittelte Biegung findet sich an der Übergangsstelle der Oblongata zur Medulla. Durch sie bedingt, verläuft der Anfang des Rückenmarks capitalwärts über den Gebilden des Nachhirns und Mittelhirns bis zum Thalamus, worauf, in Folge einer neuen spitzwinkeligen Biegung, das Rückenmark seine normale Richtung einschlägt. Eine direkte Ursache dieses ungewöhnlichen Verlaufes lässt sich nicht erkennen. Zweifellos erfolgten diese Knickungen in früher embryonalen Zeit, d. h. in deren ersten vier Wochen, und darf es nicht überraschen, dass an der weit ausgebildeten Frucht die maßgebenden Faktoren nicht mehr eruierbar sind.

Ganz ähnlich verhält es sich auch mit der in den unteren Hirnabschnitten und dem Anfang des Rückenmarks beobachteten Spaltung in der Medianlinie und der Diastase der getrennten Theile. Schon in der Vierhügelregion beginnend, wird die Diastase in der Pons- und Oblongatagegend immer beträcht-

licher und erreicht an der Grenze von Oblongata und Medulla, an der ersten abnormen Knickung ihren höchsten Grad. Indem die Rückenmarkshälften wieder konvergieren, wird allmählich die Trennung geringer, und kurz nach der letzten abnormen Beugung erreicht die Diastase ihr Ende. Ein causales Moment ist hier ebenso wenig ersichtlich wie bei den abnormen Knickungen.

Von der Diastase zu trennen und von ihr principiell verschieden ist nun die Doppelbildung des Rückenmarks. Dieselbe tritt erst im extracraniell gelegenen Rückenmark auf, nachdem die Diastase aufgehört und ein ganz normales embryonales Rückenmark zu Stande gekommen ist. Zuerst trennt sich ein kleiner Abschnitt der Medulla spinalis als feiner Strang ab, der an Volumen und an Ausbildung seiner Formen dem Haupttheil durchaus nicht gleich kommt; aber immer mehr und mehr gewinnt das Nebenrückenmark an Masse, sein Querschnitt zeigt vollständig deutlich die Struktur einer embryonalen Medulla, ja endlich kommt das Nebenrückenmark seinem Nachbar an Volumen völlig gleich und übertrifft ihn noch um Einiges. Mit unregelmäßigen Verwachsungen und einer Myelocystocele endigt die seltsame Bildung.

Es drängt sich nun die Frage auf: Wie lassen sich auf Grund unserer modernen embryologischen Kenntnisse die verschiedenen im Präparat zu Tage getretenen Entwicklungsabnormalitäten erklären? Schon ein flüchtiger Blick auf das Präparat weist darauf hin, dass die verschiedenen Störungen nicht auf eine einzige Ursache bezogen werden können, sondern dass nothwendigerweise mehrere primäre Abweichungen anzunehmen sind. Zur Beantwortung der Frage muss mit wenigen Anseinandersetzungen auf die normale Entwicklung des Centralnervensystems eingegangen werden. Bekanntlich ist beim Menschen nach 18 Tagen die Sonderung des Gehirns in die drei Bläschen vollendet und beginnt nunmehr die erste Furchung, die Längsfurche, aufzutreten. Vor deren Auftreten muss in unserem Falle der pathologische Process eingesetzt haben, welcher das Zustandekommen der Längsfurche vereitelte, das Großhirn auf dem Stadium einer unpaarigen Blase verharren ließ und die Ursache der Cyclopie bildete. Als ein Moment, das der Längsfurchung Widerstand entgegensetzte, könnte ein erhöhter hydrocephalischer Druck im Inneren der Großhirnblase angenommen werden, der mechanisch das Einschneiden der Längsfurche unmöglich machte. Man könnte da an entzündliche Vorgänge der Ventrikelwand, verbunden mit Ansammlung hydrocephalischer Flüssigkeit, denken. Indem



nun aber eine Längsfurchung des primären Vorderhirns ausblieb, wurden auch die Augenblasen nicht lateral gedrängt, sondern verharreten neben einander gelagert am vorderen Ende des Vorderhirnbläschens und differenzierten sich nur ganz unvollständig zu paarigen Organen. Dieses Verhalten machte die Anlage des ganzen Rhinencephalon zur Unmöglichkeit. Damit hätten wir, den Darlegungen DARESTE's folgend, den Versuch gemacht, die Verhältnisse der cyclopischen Missbildungen genetisch so zu erklären, dass die an den Präparaten beobachteten Abweichungen von der Norm ohne Zwang mit allgemein embryologischen Thatsachen im Einklang sich befänden.

Die Entwicklungsstörung, die als Ursache der Cyclopie aufgefasst werden darf, reicht aber nicht aus, um die übrigen Abnormitäten in den unteren Abschnitten des Gehirns und des Rückenmarks zu erklären. Dass dieselben von der Synophthalmie durchaus unabhängig sind, beweist die Thatsache, dass sie bei den zahlreichen bisher beobachteten Cyclopien niemals angetroffen wurden.

Wenn wir zunächst die abnormen Knickungen im caudalen Abschnitt des Medullarrohres ins Auge fassen, so muss hier wohl ein abnormer Zug oder Druck als ursächliches Moment angenommen werden. Welcher Natur derselbe gewesen ist, ob er auf die ganze Frucht oder nur auf einzelne Abschnitte des Medullarrohres eingewirkt hat, ist nachträglich nicht mehr festzustellen. Indessen lässt sich mit Bestimmtheit aussagen, dass auch die Bildung dieser abnormen Beugen in ein sehr frühes embryonales Stadium zurückversetzt werden muss.

Selbstverständlich lassen sich die pathologischen Knickungen des Medullarrohres nicht als Ausartungen der normal embryonalen Beugen (Kopf-, Brücken- und Nackenbeuge) betrachten; denn sie beziehen sich ja auf Abschnitte des Medullarrohres, welche unter normalen Verhältnissen gestreckt verlaufen, nämlich auf die Übergangspartie zwischen Oblongata und Rückenmark und auf das obere Dorsalmark.

Es ist sehr naheliegend, dass die Diastase nebst der beträchtlichen Dislokation der beiden Hinterhirn-, Nachhirn- und der oberen Rückenmarkshälften dem nämlichen mechanischen Moment, das die abnorme Faltung bewirkt hat, ihre Entstehung verdankt, indem durch die Wirkung des Zuges in der Längsrichtung ein Gegenzug in der Breitenrichtung ausgelöst wurde. Einmal fällt für die ausgesprochene enge Beziehung beider Abweichungen zu einander der Umstand schwer ins

Gewicht, dass beide abnorme Biegungen in den Bereich der Diastase fallen; sodann lässt sich bei Nachahmung solcher Verhältnisse durch Konstruktion eines Modells sehr leicht die Überzeugung gewinnen, dass bei Zug oder Druck in der longitudinalen Richtung ein Auseinandertreten in der lateralen erfolgt, vorausgesetzt, dass quere Verbindungen gänzlich fehlen, wie dies thatsächlich an unserem Präparat der Fall ist. Dass es sich bei der Diastase um ein mechanisches Auseinandergedrängtwerden der beiden Medullarrohrhälften gehandelt hat, dafür spricht unter Anderem auch das Offenbleiben des Centralkanals¹⁾ und die genau in der Mittellinie erfolgende Trennung. Gerade dieser letzte Umstand ist als ein schwerwiegender Zeuge dafür zu betrachten, dass der Zeitpunkt des Einsetzens der die Knickungen erzeugenden Ursachen ein sehr früher war und vor Schluss der Medullarrinne und vor dem Auswachsen der Nervenfasern erfolgte. Jedenfalls wäre die vorgertickte Reife einer ganzen Reihe von unter normalen Verhältnissen gekreuzt verlaufenden, hier aber auf der gleichen Seite bleibenden Faserbündel, wie z. B. der Kleinhirnarne, mancher *Fibrae arcuatae* etc. völlig unverständlich, wollte man den Beginn der Diastase und der Dislokation in eine spätere Entwicklungsperiode zurückverlegen.

Einer Erklärung am ehesten zugänglich ist die Diastase der Kleinhirnhälften. Es ist dieselbe wohl mit Sicherheit darauf zurückzuführen, dass das umgebogene Stück des Dorsal- respektive des Cervicalmarkes sich zwischen die beiden ursprünglich doppelt auftretenden Kleinhirnanlagen gelegt hat und dem Zusammenwachsen derselben hinderlich war. Von hervorragendem Interesse ist es, dass jede Kleinhirnhälfte dennoch, trotz der Nichtvereinigung mit der anderen, zu einem von der Norm nicht allzu sehr abweichenden Hirntheil herangereift ist und sämtliche Arme des Kleinhirns zur Bildung gelangen ließ.

Von der Diastase zu trennen und von ihr principiell verschieden ist die Doppelbildung des Rückenmarks. Dieselbe tritt erst im extracraniell gelegenen Rückenmark auf, nachdem die Diastase aufgehört und ein ganz normales einfaches embryonales Rückenmark ihr ein kurzes Stück weit vorausgegangen ist. Die Doppelbildung muss durchaus auf ein ursprünglich einfach angelegtes Medullarrohr bezogen werden, aus dem aber in sehr früher Fötalzeit, vor dem

¹⁾ Zu der Annahme, dass eine Vereinigung der Medullarplatten früher zwar erfolgt war, nachträglich aber eine Spaltung wieder eingetreten ist, fehlen dem Präparat alle Anhaltspunkte.

Schluss der Medullarrinne, durch einen sekundären Process eine doppelte Medullarrinne entstanden ist, woraus durch Schluss der Rinne und Abschnürung beider Gebilde die jetzt vorliegende Doppelbildung hervorgegangen ist. Die Doppelbildung kann man sich am ehesten so zu Stande gekommen denken, dass man im unteren Abschnitt des Medullarrohres ursprünglich eine einfache Anlage annimmt, aus der in früher Fötalzeit und vor Vereinigung der Medullarplatten in der basalen Medianlinie eine neue Längsfalte (Einstülpung nach oben) sich bildet. Jede Hälfte dieser letzteren würde zu der entsprechenden Medullarplatte hintüberwachsen und sich mit ihr zu einem

Fig. 1.

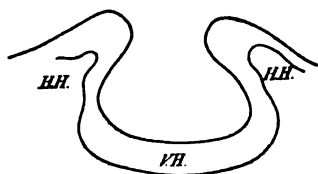


Fig. 2.

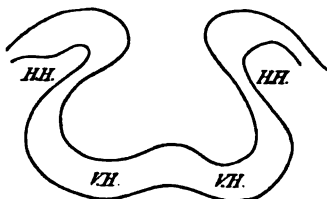


Fig. 3.

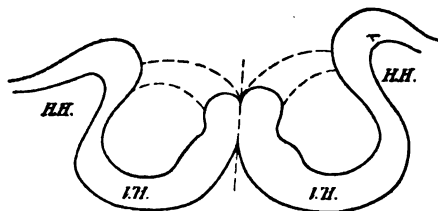
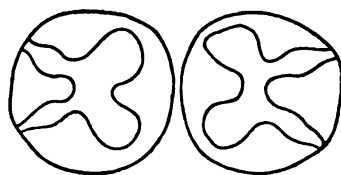


Fig. 4.



besonderen neuen Rohr vereinigen. Man vergleiche hierzu die Schemata 1—4, in welchen die Vorgänge in ihren einzelnen Phasen veranschaulicht sind.

Nur so ließe sich die Thatsache befriedigend erklären, dass sowohl in diesem Präparat als bei manchen anderen Fällen aus der Litteratur eine gesetzmäßige Lage der einzelnen Theile der doppelten Rückenmarke sich finden lässt, nämlich in der Weise, dass die Vorderhörner stets einander zugekehrt sind; ferner stimmt damit auch vorzüglich die Thatsache überein, dass die streckenweise sich vorfindenden Verwachsungen, beziehungsweise mangelhaften Differenzirungen zwischen den beiden Medullae nach den Erfahrungen v. MONAKOW's stets die einander zugekehrten Vorderhörner betreffen.

Grundsätzlich ist diese Art der abnormen Bildung mit Rücksicht auf jedes einzelne Rückenmark zwar als Missbildung, im Ganzen

aber eher als eine kompensatorische Mehrleistung, eine Art Hypergenesis aufzufassen, die möglicherweise mit der an anderen Stellen der Anlage mechanisch gehinderten Weiterentwicklung im Wachsthum der Embryonalanlage in direktem Zusammenhang steht. Thatsächlich entspricht die Summe der Rückenmarksquerschnitte einer viel umfangreicheren und complicirteren Bildung als dem Querschnitt durch das normale Rückenmark eines gleichalten Individuums. Es wäre nämlich denkbar, dass ein Theil der Wachstumsenergie, welcher bei der Entwicklung der Hirnblasen verloren gegangen ist, der einfacher gebauten Partie des Medullarrohres zugewendet wurde. Es würde sich dann um eine Gleichgewichtsstörung der beim Wachsthum wirkenden Kräfte handeln, über deren Natur und Art allerdings bis jetzt noch alle Anhaltspunkte fehlen.

Die Bildung eines doppelten Rückenmarks, die doch kaum anders als aus der weiteren Entwicklung zweier abgeschnürten Hälften erklärt werden kann, ist eine um so interessantere Thatsache, als sie anscheinend im Widerspruch steht mit Resultaten der experimentellen Teratologie. Roux hat nämlich an Froschembryonen gezeigt, dass bei Halbirung des Medullarrohres und Erhaltung nur einer Hälfte desselben es niemals zum Schluss eines scheinbar vollständigen Rohres mehr kommt, oder gar aus der einen Hälfte ein Rückenmark mit zwei Vorder- und Hinterhörnern hervorgeht.

Zu diesen Experimenten steht nun unser Präparat¹⁾ im Widerspruch; doch ist dieser Widerspruch mehr scheinbar, wie ich sofort ausführen werde.

Bei genauerer Überlegung sind die Bedingungen für das Zustandekommen eines doppelten Rückenmarks bei den teratologischen Versuchen doch etwas andere als bei unserer Missbildung. Bei experimentellen Eingriffen sind rohe und plötzlich einwirkende Schädigungen der Frucht nicht zu vermeiden; bei den pathologischen Bildungen aber handelt es sich um feinere und auf eine längere Zeitperiode sich vertheilende schädigende Momente, und oft geht mit dem die Entwicklung hemmenden Agens ein kompensatorisches Hand in Hand.

Selbstverständlich sind alle diese theoretischen Erörterungen über die Genese der vorliegenden Missbildung nur als der erste Versuch einer Orientirung auf diesem schwierigen Gebiet zu betrachten, ein Versuch,

¹⁾ Es ist durch VAN GIESON und HANAU gezeigt worden, dass ein Theil der Fälle mit doppeltem Rückenmark als Artefacte anzusehen sind, entstanden durch Läsion der Pia spinalis bei der Herausnahme des Rückenmarks. Dass unser Präparat ein solches Kunstgebilde nicht ist, bedarf wohl keines Beweises.

der mehr den Zweck hat, die Diskussion über die Pathogenese solcher Missbildungen anzuregen, als unanfechtbare Theorien aufzustellen.

Durch das Moment der Knickung und durch die mit derselben wohl causal eng verknüpften Diastase wurden für die weitere Gestaltung der beiden Hälften in den unteren Hirnpartien und im oberen Rückenmark eine Reihe von abnormen Entwicklungsvorgängen bedingt, die in ihrer Wirkung einer frühzeitig angestellten Durchtrennung in der Längsrichtung in gewissem Sinne an die Seite zu stellen sind. Nur geschah dieses Naturexperiment auf einer so frühen Entwicklungsstufe, wie sie nicht leicht künstlich zu einem Eingriff gewählt werden dürfte; vor allen Dingen handelte es sich hier aber um das hochorganisirte menschliche Gehirn.

Himmelweit verschieden sind die hier zu Tage getretenen Entwicklungsstörungen von den Folgen nach Eingriffen an neugeborenen Säugethieren. Es sind in dem Präparat nämlich alle jene Bahnen, die auf die entgegengesetzte Seite hätten herübergehen sollen, nicht etwa (wie das bei operativen Eingriffen an neugeborenen Thieren der Fall ist) nach ihrer ersten oder späteren Entwicklung (Auswachsen der Achsencylinder) unterbrochen worden, sondern ihr Auswachsen ist in Folge der sehr früh auftretenden Dislokation, Abschnürung etc. der zugehörigen Gehirnanlagen in falsche Bahnen gelenkt worden. Manche Faserzüge und ihre Centren haben dabei ihre volle Reife erreicht, obwohl sie in ganz andere paradoxe Beziehungen zu ihrer Umgebung gebracht wurden. Ähnliche Vorgänge sind meines Wissens nach experimentellen Eingriffen auch an niederen Thieren bisher nicht zur Beobachtung gekommen.

Die abnorme innere Entwicklung der unteren Hirnabschnitte wird also unser Hauptinteresse erwecken. Insbesondere sind die abnormen Faserverknüpfungen zu berücksichtigen. Zunächst finden wir eine ganze Anzahl von Verwachsungen zwischen der Oblongata und der ihr zufällig anliegenden Rückenmarkspartie, und zwar handelt es sich nicht nur um bloße Verklebungen durch Stützgewebe, sondern um einen wirklichen Austausch von markhaltigen Fasern zwischen diesen beiden Gebilden. Da diese Erscheinung bisher nie beobachtet worden ist, und da ihr sicher eine principielle Bedeutung beigemessen werden darf, so halte ich es für wünschenswerth, hierauf näher einzugehen. Wir finden z. B. etwas oberhalb der vielgenannten Knickungsstelle N_4 (Fig. 3) ein massenhaftes Einströmen markhaltiger Fasern aus dem Rückenmark in die Oblongata, welche beide Gebilde ganz abnorm über einander

gelagert sind. Diese Fasern sind nicht nur eine kleine Strecke weit in die Oblongata hineingewachsen, sondern sie durchsetzen letzteres Gebilde in ausgedehnter Weise; sie treten theilweise, ähnlich wie Rückenmarkswurzeln, in das verlängerte Mark ein und präsentiren sich an einzelnen Stellen wie eine Kommissur zwischen jenen beiden Gebilden. Diese gegenseitige Faserabgabe zwischen Rückenmark und Oblongata erstreckt sich capitalwärts eine ganz weite Strecke, d. h. bis zu den Austrittsebenen des Acusticus und Facialis. Oft ist es sehr schwer zu sagen, ob die Fasern aus dem Rückenmark oder ob sie aus der Oblongata ihren eigentlichen Ursprung nehmen, resp. welches der empfangende und welches der abgebende Theil ist. In der Nähe der Knickungsstelle sind es vorwiegend vordere Wurzeln, die oft ganz rücksichtslos in die Oblongata hineinwuchern (Fig. 11); in den capitalen Partien sind es zweifellos Bogenfasern, die in Folge der Diastase nicht auf die andere Seite hinübergehen konnten und nun in die ihnen näher gelegene Rückenmarkshälfte eingeströmt sind.

Ein ähnlicher abnormer Faseraustausch, wie eben geschildert, findet sich auch zwischen den beiden Rückenmarken in der Lenden-gegend, und zwar sind es vordere Wurzeln des einen Rückenmarks, die durch die kleine Lücke, welche beide Gebilde trennt, hinüber-treten und in den Vorderstrang des Nachbars einstrahlen (Fig. 36).

Vollends von der Norm abweichend ist die Entwicklung der Kleinhirnarne. Durch die Diastase und Dislokation kamen beide Cerebellarhälften so weit aus einander, dass zwischen ihnen engere Beziehungen im Sinne von Kommissuren sich nicht entwickeln konnten. Es wurden auch Faserkreuzungen im Kleinhirn selbst nicht gefunden; jede Cerebellarhälfte war einzig und allein, was ihre Verbindung mit der Oblongata betrifft, auf die gleichseitige Hälfte angewiesen. Es war gerade, als ob eine sagittale Kontinuitätstrennung in der Gegend des Wurmes vorgenommen worden wäre und als ob die Trennungs-flächen sich dann, ähnlich den anderen oberflächlichen Theilen des Kleinhirns, umgebildet hätten. Nur von den höher gelegenen Hirn-partien her konnten auch von der entgegengesetzten Hälfte Fasern ins Kleinhirn einstrahlen, so Bindearmfasern und vereinzelte Brücken-armfasern. Was den Bindearm anbelangt, so ließ sich seine Kreuzung in der Ebene des hinteren Zweihügels noch sehr schön erkennen; seine Bündel begaben sich bald nach der Kreuzung mehr und mehr auf die dorsale Seite und gewannen allmählich den Übertritt ins Cerebellarmark, wo sie sich nicht mehr weiter verfolgen lassen.

Anders als mit dem Bindearm verhielt es sich mit dem Brückenarm; seine Nervenfasern konnten kleinhirnwärts nicht aufgespürt werden; cerebralwärts aber traten sie größtentheils mit dem Brückengrau der nämlichen Seite in Verbindung; nur ein verschwindend kleiner Bruchtheil (Haubenantheil des Brückenarmes?) schien in capitaler Richtung ventral von der Bindearmkreuzung auf die andere Seite überzugehen.

Von der Diastase und ihren direkten Folgen abgesehen erschien das Cerebellum im Übrigen, was die Anordnung der histologischen Elemente betrifft, fast normal. Dagegen war die Abgrenzung in einzelne Lobuli selbstverständlich nicht typisch; doch bekam man sofort den Eindruck eines Kleinhirns, dessen Abschnitte nicht vollständig differenziert waren, im Übrigen aber nichts Pathologisches aufwiesen. Auch mikroskopisch konnten daselbst keine Besonderheiten gefunden werden.

Eine weitere Folge der Diastase war ferner das Nichtzustandekommen einer eigentlichen Brücke, sofern man mit diesem Namen Querverbindungen des Hinterhirns bezeichnet; denn die Spaltung erstreckt sich bis zum Ganglion interpedunculare. Die Brücke zeigt aber, abgesehen vom Ausfall der transversalen Fasern, ein von den gewöhnlichen Verhältnissen auch in so fern abweichendes Bild, als ja die Fasermassen des Pedunculus cerebri hier völlig fehlen. Hierdurch präsentirt sich das Brückengrau als eine kompakte graue Masse, als ein »Brückenkern«, indem die gewöhnlich das Grau zerklüftenden Faserkomponenten nicht zu erkennen sind, die Nervenzellen dagegen eine ganz gute Entwicklung aufweisen.

Als etwas nicht Unwesentliches möchte ich erwähnen, wie die Vierhügelplatte an Masse im Vergleich zum Großhirn außergewöhnlich entwickelt ist, weniger allerdings im inneren Bau. Man wird desshalb makroskopisch an die Verhältnisse bei den Vögeln erinnert und bekommt den Eindruck, als handle es sich um ein menschliches Gehirn, das ontogenetisch im Sinne einer phylogenetisch tieferen Stufe sich entwickelt hat.

In der Vierhügelregion findet die Diastase ihr Ende, und es sollten nun in den oberen Hirnabschnitten diejenigen Veränderungen erwartet werden, welche die Folgen der Cyclopie sind. Da bisher niemals das Centralnervensystem bei dieser Missbildung einer genaueren mikroskopischen Untersuchung unterworfen wurde, so fehlen uns hier alle Vergleichsobjekte, und es kann nicht gesagt werden, welche Veränderungen unseres Präparates das Typische der Cyclopie darstellen und

welche anderen vielleicht als besondere, unserem Fall eigene Abnormitäten aufzufassen sind. Auf die Schwierigkeit der Deutung mancher Gebilde wurde schon früher aufmerksam gemacht. Mit Sicherheit zu identificiren waren zunächst der Nucleus ruber, das hintere Längsbündel, der Locus coeruleus, die Radix quinti descendens mit den zugehörigen großen, bläschenförmigen Ganglienzellen; sodann die Kerne und Wurzeln des Trochlearis und Oculomotorius, endlich die Haubenfascikel von FOREL, das MEYNERT'sche und VICQ' d'AZYR'sche Bündel, die Commissura posterior, das centrale Höhlengrau, die Thaenia thalami und das Ganglion habenulae. Die Fornixbündel sind in so fern interessant, als dieselben sich aus einem starken unpaaren Bündel in zwei paarige trennen, um in der Haubenregion in ziemlich normaler Weise durch das Tuber cinereum in die Gegend des Corpus mammillare einzudringen.

Nicht mit gleicher Sicherheit wie die vorstehend erwähnten Gebilde sind die Zwischenhirnganglien zu deuten. Der Thalamus ist allerdings im Groben ziemlich mächtig entwickelt, relativ zum Großhirn ein überraschend ansehnliches Gebilde; was dagegen die Deutung und Abgrenzung seiner Kerne anbelangt, so stößt man vielfach auf Schwierigkeiten. Das Corpus geniculatum internum dürfte in einem Ganglienzellenhaufen gefunden sein, an dessen lateralen Rand ein starkes markhaltiges Faserbündel sich anlegt; bei letzterem muss es sich um den Arm des hinteren Zweihitgels handeln. Als Corpus geniculatum externum ist bestimmt jener ovale Kern anzusprechen, der durch concentrische Laminae medullares durchbrochen wird und gegen den sich die Tractusfasern verfolgen lassen.

Die Tractus selbst sind mit einer Deutlichkeit, die nichts zu wünschen übrig lässt, abzugrenzen. Sie vereinigen sich in der Gegend des Chiasmas, welches in nicht zu verkennender Weise angedeutet ist, zu einem unpaaren Bündel, in dem jedoch sicher die für jedes Auge bestimmten Fasern wenigstens vorn getrennt verlaufen. Mit Gewissheit endlich ist an der Vereinigungsstelle beider Tractus eine partielle Decussatio der Fasern nachzuweisen. Linsenkern, Corpus striatum, Mandelkern sind nicht so weit differenziert, dass ihre Identificirung mit einiger Sicherheit möglich wäre.

Einer ausführlicheren Erörterung bedürfen ferner noch jene mächtigen, theils markhaltigen, theils marklosen Faserbündel, die aus dem Thalamus basalwärts ziehen, eine ausgedehnte partielle Kreuzung eingehen, dann in die dünne basale Verbindungsplatte zwischen Thalamus und Großhirn

einstrahlen, wo sie sich bald allmählich erschöpfen. Über ihre Deutung mussten des Verständnisses wegen schon bei der Beschreibung (pag. 192) manche theoretische und allgemeine Überlegungen beigelegt werden. Wie sind nun diese ganz eigenartigen Faserzüge zu deuten?

An der Übergangsstelle der basalen Wand der Großhirnblase in die vordersten Abschnitte des Zwischenhirns (Fig. 28) darf wohl sofort an eine modificirte Capsula interna gedacht werden. Andere Fasermassen können hier nicht in Berücksichtigung kommen, zumal ein eigentlicher Pedunculus fehlt und die Opticusfasern in Ebenen, die viel weiter caudalwärts liegen, sich längst erschöpft haben. Fasern der vorderen Haubenkreuzung kommen wohl schon deshalb nicht in Frage, da sie selbst unter normalen Verhältnissen nur durch dünne Bündel repräsentirt sind. Die Linsenkernschlinge ist mit Rücksicht auf den Defekt von Linsenkern und Streifenhügel völlig auszuschließen.

Genug, eine andere Deutung dieser basalen Fasermassen als im Sinne einer atypischen inneren Kapsel ist nicht möglich. Diese Capsula interna muss aller dem Großhirn entstammenden Nervenfortsätze bar sein; denn, wie wir gesehen haben, werden im Großhirn lange Faserbündel nirgends angetroffen, da durch die vorhandene Entwicklungshemmung dem Auswachsen langer Fasern ein frühes Ziel gesetzt wurde. Jedenfalls gilt dies für die Pedunculusstrahlung, die sich ja schon an und für sich erst spät entwickelt und für die nirgends ein auch nur annähernd entsprechender, noch so verkümmerter Faserzug gefunden werden konnte.

So ergibt sich denn schon per exclusionem die mit dem histologischen Bilde übereinstimmende Thatsache, dass alle jene starken, markhaltigen, basalwärts strömenden Fasermassen aus den Kernen des Thalamus hervorgehen, um großhirnwärts, wo gerade Raum für sie vorhanden, theils gekreuzt, theils unter Umbiegung zu streben und theilweise in die basale Platte einzudringen. Sie stellen mithin in Wirklichkeit eine reine atypische Sehhügelstrahlung dar.

Dieses Verhalten dokumentirt zunächst eine auffallende Unabhängigkeit in der Genese der Thalamusstrahlung vom Großhirn. Höchst interessant ist ferner die beträchtliche Kreuzung dieser Faserbündel. Am normalen Gehirn ist eine derartige Decussatio der Sehhügelfasern nicht nachzuweisen; vielmehr zeigen sämtliche aus dem Zwischenhirn hervorgehenden Fasermassen die Neigung, nicht ventralwärts, sondern lateral in die innere

Kapsel zu ziehen. In unserem Präparat besteht aber nicht diese enge, lokale Beziehung zwischen Großhirn und Sehhügel, wie dies normalerweise der Fall ist, sondern nur eine sehr schmale, ganz basal gelegene, aus Embryonalzellen bestehende Platte vermittelte den Übergang zwischen Großhirn und Zwischenhirn. Nach dieser Verbindungsplatte mussten daher alle Fasern strömen, die ins Großhirn übergehen wollten, und in ihr angelangt konnten die Nervenfasern, um nicht auf die Schädelbasis zu gelangen, ihren Weg nur durch eine vollständige Umbiegung oder durch Übertreten auf die andere Seite weiter verfolgen. Mechanisch ist die Kreuzung ziemlich leicht so zu verstehen, dass Fasern, die eine starke Konvergenz gegen einander haben, eher sich kreuzen, als in einer schmalen Partie sich vollständig umbiegen. — Auch das zeigt die Kreuzung deutlich, dass die auswachsenden Achseneylinder mit großer Selbständigkeit ihren Weg wählen, und wenn sie normale Wege nicht auffinden, rücksichtslos gegenüber anderen Gebilden sich einen Weg bahnen. Dafür hatte unser Präparat schon mehrere Beweise geliefert (Faserzüge zwischen beiden Medullae, zwischen Oblongata und Rückenmark). Principiell geht aus all diesen abnormen Faserausstrahlungen hervor, dass Faserzüge selbst bei ganz pathologischen fötalen Verhältnissen sich bilden und auswachsen können, ja selbst markhaltig werden und neue atypische Wege einschlagen, auch wenn sie zur Funktion nie gelangen werden¹⁾. Es muss sich also mit Rücksicht auf unser Präparat der nach bisherigen Ansichten (FLECHSIG) ketzerische Gedanke aufdrängen, dass nervöse Apparate auch ohne funktionelle Anregung zur fertigen Ausbildung gelangen; jedenfalls wäre mit größerer Vorsicht als bisher aus der zeitlichen Reihenfolge der Markscheidenbildung auf die später einzutretende Funktion auch in ganz allgemeinem Rahmen ein Rückschluss zu ziehen.

Von den Bestandtheilen des Großhirns waren nur wenige zu fortgeschrittener Reife gelangt. Verhältnismäßig weitaus am besten entwickelt erschien das Ammonshorn, welches bilateral angeordnet ist und den einzigen Vertreter einer Trennung des Großhirns in zwei Hälften darstellt. Aus dem Cornu Ammonis ging in scharfer Weise die Fimbria hervor. Einige neuere Autoren (EDINGER) deuten das Ammonshorn als Riechcentrum. Unserem Präparate fehlte die Regio olfactoria nebst Bulbus und Tractus olfactorius vollständig;

¹⁾ Vgl. v. MONAKOW, Wien. med. Wochenschrift. a. a. O.

nichtsdestoweniger war das Ammonshorn nahezu normal entwickelt, was hervorzuheben vielleicht nicht ganz überflüssig ist, obwohl hieraus ein bindender Schluss hinsichtlich eines Zusammenhanges zwischen dem Ammonshorn und dem Riechorgan weder im positiven noch im negativen Sinne zu ziehen ist.

Was die übrige Großhirnrinde anbelangt, so ließ sich eine Einteilung in Schichten ziemlich leicht und in einer mit den normalen Verhältnissen nicht in großem Widerspruch stehenden Weise vornehmen; denn es folgten sich vier gut abgegrenzte Schichten. Hinsichtlich der histologischen Details war dann allerdings die Abweichung eine beträchtlichere (vgl. Beschreibung pag. 194). Als wichtige Punkte sind hier folgende herauszuheben. Neben vielen unentwickelten Embryonalzellen fehlte es nicht an gut ausgebildeten Ganglienzellen mit Ausläufern, die alle radiär nach der innersten Schicht sich richteten, aber sehr bald erschöpft waren. Tangentialfasern, auch im weiteren Sinne des Wortes, konnten nirgends nachgewiesen werden. Obwohl ein Pedunculus fehlt, so ist als Seitenstück zu den Verhältnissen des Thalamus hervorzuheben, dass die dritte Schicht der Rinde, die der großen Pyramidenzellen, eine ganze Reihe von Exemplaren schöner Riesenpyramidenzellen aufwies und auch einzelne markhaltige, wenn auch nur sehr kurze Ausläufer aussandte. Dieser Umstand scheint darauf hinzuweisen, dass von der Rinde aus, ähnlich wie in umgekehrter Richtung vom Sehhügel aus, Neurone selbständig auswachsen und sich entwickeln können (Selbstdifferenzirung von Roux).

Unser Präparat ist vor Allem auch geeignet, als Prüfstein zu dienen, ob gewisse moderne hirnanatomische Probleme die embryologische Prüfung bestehen können oder nicht. Seit Langem ist bekannt, dass nicht alle Gehirntheile in der Thierreihe in gleicher Weise gebildet sind; vielmehr sieht man, dass, je nach der Wichtigkeit eines Hirnthteils für den nervösen Haushalt der betreffenden Thierspecies, die Entwicklungsstufe der verschiedenen Produkte der Hirnbläschen eine ungleiche ist. Es zeigt sich dabei zwischen dem Hinterhirn, Nachhirn und Mittelhirn einerseits und dem Großhirn und Zwischenhirn andererseits ein gewisser Antagonismus, derart, dass bei den Vertretern der Thierreihe, bei denen die eine Hirntheilgruppe mächtig entwickelt ist, die andere eine gewisse Verkümmierung erfährt (v. MONAKOW). So ist das Mittelhirn bei den Fischen

und Vögeln in überaus mächtiger Weise gebildet, während es beim Menschen verhältnismäßig einfach angelegt ist, und umgekehrt finden wir bei den Knochenfischen gerade dasjenige Organ, das beim Menschen über alle übrigen dominirt, nämlich das Großhirn, so primitiv gebaut, dass der Hirnmantel lediglich aus einer Epitheldecke besteht und aller Ganglienzellen entbehrt. Wir wissen, dass die phylogenetische Umgestaltung des einfachen Wirbelthiergehirns in das complicirte Organ der höheren Säuger und des Menschen phylogenetisch sehr langsam und unter Einhaltung vieler Zwischenstufen vor sich geht. Man ist berechtigt, die bei der Wirbelthierreihe sich früh entwickelnde architektonische Gliederung als Grundtypus zu betrachten, und man kann sie am besten als phylogenetisch alte Anlage bezeichnen, während mit dem Namen phylogenetisch junge diejenigen Gliederungen zu benennen sind, welche erst bei den höheren Säugethieren eine beachtenswerthe Ausdehnung erreichen und beim Menschen allerdings weitaus den größten Abschnitt des Centralnervensystems bilden.

Bei der ontogenetischen Entwicklung sieht man theilweise dieselbe Stufenreihe der Entwicklungsformen, nur in viel kürzerer Zeit, durchlaufen wie bei dem phylogenetischen Embryo. Angesichts dieses Parallelismus drängt sich der Gedanke auf, ob nicht die Bildung der Cyclopie einem Stillstand auf einer bestimmten Entwicklungsstufe entspreche, einer Entwicklungsstufe, deren Thierrepräsentanten ziemlich tief stehen. Wenn mit dieser Auffassung auch die in Frage kommende Missbildung bei Weitem nicht erschöpft ist und hier eine ganze Reihe von anderen Momenten pathologischer Natur eine Rolle spielen, so lässt sich auch andererseits nicht in Abrede stellen, dass in gewissem Sinne die vorhin aufgeworfene Frage ihre Berechtigung hat. Die Cyclopie ist hinsichtlich des Ausbaus der Hirnbläschen charakterisirt vor Allem durch eine Störung in der Längsfurchung des Großhirnmantels in zwei Hemisphären. Sie stellt gewöhnlich ein Säugethiergehirn dar mit doppelter Anlage der tieferen Hirntheile; das Zwischenhirn ist longitudinal an der Basis unvollständig abgeschnürt, das Großhirn aber bleibt in ausgesprochenen Fällen größtentheils unpaarig und auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen, von welcher es sich später nur durch feinere Ausgestaltung einer kleinen Reihe von Neuronenkomplexen entfernt. Als Seitenstück zu dieser pathologischen Bildung in der phylogenetischen Entwicklung könnte vielleicht das Gehirn des Rochens (?) betrachtet werden. Bei diesem Thier ist nämlich, so viel ich

erfahren habe, das Großhirn repräsentirt lediglich durch eine ziemlich unpaarige, aus dem primären Vorderhirn sich bildende Masse, die wohl größtentheils dem Corpus striatum, respektive den Vorderhirnganglien entsprechen dürfte. Um den Parallelismus zwischen dem Stehenbleiben eines menschlichen Gehirns auf einer früheren Entwicklungsstufe und einem phylogenetisch frühen Stadium weiter auszuführen, wird es empfehlenswerth sein, eine Betrachtungsweise zu Grunde zu legen, die kürzlich von v. MONAKOW in seiner Arbeit (Archiv f. Psychiatrie. Bd. 27) durchgeführt worden ist. Derselbe hat den Versuch gemacht, auf Grund von experimentellen und pathologisch anatomischen Untersuchungen und unter Berücksichtigung der Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Forschung, die verschiedenen Gehirnabschnitte nach phylogenetischem Gesichtspunkt zu ordnen und theilt das centrale Nervensystem des Wirbelthieres kurzweg in zwei Kategorien ein, nämlich in phylogenetisch alte und phylogenetisch junge Anlagen. Zu den phylogenetisch alten Hirntheilen rechnet er alle diejenigen, welche sich in der Thierreihe früh vorfinden, also die Kerne der motorischen Nerven, die Kerne der Hinterstränge, das Grau der *Formatio reticularis*, das Mittelhirndach, das tiefe Mark des vorderen Zweihügels, das hintere Längsbündel, das MEYNERT'sche Bündel mit dem Ganglion habenulae, das centrale Höhlengrau und theilweise auch das Kleinhirn mit seinen drei Armen etc. Als phylogenetisch junge Gebilde bezeichnet er vor Allem den Großhirnmantel und sämtliche in tieferen Hirntheilen befindlichen Anlagen, die nach Großhirnabtragungen sekundär mehr oder weniger verkümmern. Zu diesen letzteren gehören in erster Linie die Großhirnkomponenten des Pedunculus, die meisten Kerne des Zwischenhirns, vor Allem die Knickhöcker und die ventralen Sehhügelmassen, ferner gewisse Zellengeflechte im Brückengrau und auch einige Abschnitte in den Kernen der Hinterstränge. Alle diese hier nicht näher zu erörternden Gebilde fehlen bei niederen Thieren, z. B. bei den Knochenfischen nahezu völlig, oder sie sind sehr dürftig entwickelt. v. MONAKOW nennt sie kurz »Großhirnantheile«. Die soeben ausgeführte Betrachtungsweise lässt sich gegenwärtig selbstverständlich noch nicht für alle Bahnen und Centren durchführen, sie bildet aber schon in ihrer jetzigen Gestalt eine beachtenswerthe Grundlage für das Verständnis der Abweichungen von der Norm in unserem Cyclopiefalle.

Wenn man nämlich an unserem Präparate von den eigentlichen Missbildungen (die abnormen Knickungen, das cyclopische Auge etc.) absieht und die Entwicklungshemmung des Großhirns als reinen

Defekt an sich betrachtet, so findet man in Übereinstimmung mit jener Auffassungsweise die phylogenetisch alten Bahnen fast allein ziemlich fertig entwickelt, nämlich die Hirnnerven und ihre Centren, das hintere Längsbündel, die *Formatio reticularis*, *Corpus trapezoides*, rother Kern der Haube, Ganglion habenulae mit dem MEYNERT'schen Bündel, die *Commissura posterior*, das tiefe Mark des vorderen Zweihügels etc. Was die phylogenetisch jungen Anlagen anbelangt, so fehlen sie in so fern, als sie direkte Produkte des Großhirns bilden, so z. B. der *Pedunculus cerebri* vollständig; dagegen waren die Sehhügelkerne an sich relativ gut gebildet; allein letztere und manche andere Gebilde hatten sich in ihrem feineren Ausbau von den normalen Verhältnissen so weit entfernt, dass man sie leicht als Bildungen besonderer Art von den phylogenetisch alten ausscheiden konnte.

Man muss aus dem Vorhandensein und dem mächtigen, wenn auch durchaus atypischen Auswachsen einer Thalamustrahlung bei einem so rudimentären Großhirn den Schluss ziehen, dass beim Fötus, im Gegensatz zum Erwachsenen, sekundäre Entartungen eines Faserzuges, der sein Ziel nicht erreichen kann und seinen Kontinuitätsanschluss nicht findet, dennoch nicht eintreten. Die Wachsthumsenergie scheint beim halbwegs gesunden Embryo außerordentlich mächtig zu sein, so intensiv, dass eher atypische paradoxe Faserverbindungen sich entwickeln, als dass ein auswachsendes Faserbündel, das normale Wege nicht findet, der Degeneration verfällt (v. MONAKOW). Diese letztere scheint erst einzutreten, wenn ein Neuronkomplex seine völlige Reife erlangt hat, dann aber in funktioneller Beziehung nicht benutzt wird¹⁾.

Das Ergebnis entspricht der von ROUX eingeführten Scheidung des Lebens, der Organe und der Organtheile in eine Periode der funktionellen Entwicklung, resp. Erhaltung²⁾, in welcher die Funktionirung zur Ausbildung und Erhaltung der Theile nöthig ist, und in eine vorausgehende Periode der organbildenden Entwicklung, in welcher die funktionellen Reize nicht nöthig sind, sondern die Theile zufolge anderer Kräfte sich bilden und wachsen, sei es, dass diese Kräfte rein in den sich bildenden Theilen selber liegen (Selbstdifferenzirung der Theile) oder dass differenzirende, resp. Wachsthum anregende Kräfte von außen her einwirken (abhängige Differenzirung der Theile). In unserem Falle liegt

¹⁾ vgl. auch v. MONAKOW, a. a. O.

²⁾ ROUX, *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik*. Bd. I. pag. 348, 804. Bd. II. pag. 281, 909.

vermuthlich Selbstdifferenzirung einer ganzen Reihe von nervösen Anlagen vor.

Zum Schluss möchte ich noch darauf aufmerksam machen, dass die verschiedenen Methoden in der Untersuchung des Centralnervensystems sich nicht ausschließen, sondern gegenseitig unterstützen, und was die eine zu lösen nicht im Stande ist, die andere relativ leicht dem Verständnis nahe legt. Das Präparat zeigt aufs Neue, wie wichtig pathologisch embryologische Objekte zum weiteren Ausbau hirnanatomischer Fragen sind und wie in harmonischer Weise dieselben experimentell gewonnene Resultate weiter ausbauen und unterstützen können

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

<i>arc</i>	Fasern von der Oblongata zum Rückenmark.	<i>H.F</i>	Haubenfascikel.
		<i>H.L</i>	Hinteres Längsbündel.
<i>A.d.v.2H</i>	Arm des vord. Zweihügels.	<i>H.Str</i>	Hinterstränge.
<i>B.A</i>	Bindearm.	<i>l.B.K</i>	lateral BURDACH'scher Kern.
<i>B.F</i>	Bogenfasern.		
<i>B.G</i>	Brückengrau.	<i>L.c</i>	Locus coeruleus.
<i>Br.A</i>	Brückenarm.	<i>M.B</i>	MEYNERT'sches Bündel.
<i>C</i>	Cerebellum.	<i>M.C</i>	MEYNERT'sche Commissur.
<i>C.c</i>	Centralkanal und seine Abkümmlinge.	<i>M.O</i>	Medulla oblongata.
		<i>M.sp</i>	Medulla spinalis.
<i>C.e</i>	Cauda equina.	<i>N</i>	Nucleus.
<i>C.g.e</i>	Corpus genic. ext.	<i>N.r</i>	Nucleus ruber.
<i>C.g.i</i>	Corpus genic. int.	<i>N.t</i>	Nucleus trapezius.
<i>c.H.g</i>	centrales Höhlengrau.	<i>N₄</i>	ventrale abnorme Knickung
<i>C.r</i>	Corpus restiforme.	<i>N₅</i>	dorsale abnorme Knickung.
<i>C.S</i>	CLARKE'sche Säulen.	<i>O</i>	Olive.
<i>C.t</i>	Corpus trapezoides.	<i>P</i>	Anlage der Pyramis (embryonales Gewebe).
<i>Comm.p</i>	Commissura posterior.		
<i>E</i>	Ependym.	<i>R</i>	Raphe.
<i>f</i>	Fissur. long. des Nebenrückenmarks.	<i>S.n</i>	Substantia nigra.
		<i>s. V.K</i>	sensibler V. Kern.
<i>F</i>	Fornix.	<i>S.Str</i>	Seitenstränge.
<i>F.a</i>	Fissur. anterior. long.	<i>Sch</i>	Schleife.
<i>F.a.e</i>	Fibrae arcuatae ext.	<i>Sch.B</i>	Schädelbasis.
<i>F.H</i>	Fissur. Hippocampi.	<i>Sp</i>	ependymloser Spalt.
<i>F.r</i>	Formatio reticularis.	<i>Th</i>	Thalamus.
<i>F.s</i>	Fasciculus solitarius.	<i>Th.str</i>	Thalamusstrahlung.
<i>G.d</i>	Gyrus dentatus.	<i>Th.str.Kn</i>	Thalamusknickung.
<i>G.H</i>	Großhirn.	<i>Th.str.Kr</i>	Thalamuskreuzung.
<i>G.h</i>	Ganglion habenulae.	<i>V.A</i>	Vicq' d'Azyr'sches Bündel.
<i>G.i</i>	Ganglion interpedunculare.	<i>V.H</i>	Vierhügel.
<i>4H</i>	Vierhügel.	<i>V.Str</i>	Vorderstränge.
<i>H.b.d.Br.A</i>	Haubenbündel des Brückenarms.	<i>v.W</i>	vordere Wurzeln.
		<i>c.2H</i>	vorderer Zweihügel.

<i>W.E</i>	WESTPHAL-EDINGER'scher Kern.	<i>V.asc</i>	aufsteigende V. Wurzel.
		<i>V.desc</i>	absteigende V. Wurzel.
<i>z</i>	Verbindung zwischen beiden Rückenmarkshälften.	<i>VI</i>	Abducens.
<i>y</i>	Haubenstrahlung?	<i>VII</i>	Facialis.
<i>II</i>	Opticus.	<i>VIII</i>	Acusticus.
<i>III</i>	Oculomotorius.	<i>VIII.K</i>	ventraler VIII. Kern.
<i>IV</i>	Trochlearis.	<i>IX</i>	Glossopharyngeus.
<i>IV.V</i>	4. Ventrikel.	<i>X</i>	Vagus.
<i>V</i>	Trigeminus.	<i>XI</i>	Accessorius.
		<i>XII</i>	Hypoglossus.

Tafel I—IV.

- Fig. 1. Centralnervensystem auf dem Stadium der fünf Hirnbläschen und der normalen drei Beugen: Kopf-, Brücken-, Nackenbeuge. Schematische Darstellung der Fünfbeugenbildung. Pathologische Beugungen N_4 und N_5 .
- Fig. 2. Schematische Darstellung der Fünfbeugenbildung und der doppelten Medullae.
- Fig. 3. Photographie des Präparats von vorn.
- Fig. 4. Photographie von Schädelbasis und Wirbelkanal. Man sieht am Grunde der scheinbaren Schädelbasis die austretenden Spinalnerven.
- Fig. 5. Schema des Centralnervensystems unseres Präparats, sagittale Ansicht. *I* Großhirnblase, *IIC* Cerebellum (schemat. angedeutet), *IRm* Haupt-rückenmark, *IIRm* Nebenrückenmark.
- Fig. 6. Gehirn und Rückenmark von oben. Der nach hinten spitzwinkelig ausgezogene Theil der Großhirnblase ist zusammengestürzt; man sieht desshalb in die Großhirnblase hinein. Beide Rückenmarke sind an der Knickungsstelle N_5 abgetrennt und im weiteren Verlauf schematisch angebracht. N_5 dorsale Knickungsstelle, *CM* Cervicalmark, *IRm* Haupt-rückenmark, *IIRm* Nebenrückenmark.
- Fig. 7. Gehirn von der Basis gesehen.
- Fig. 8. Schema von Hirn und Rückenmark. Schnittrichtungen der mikroskopischen Bilder.
- Fig. 9. Rückenmark im unteren Brustmark vor der Doppelbildung. PAL-Karminfärbung. 80fache Vergr.
- Fig. 10. Rückenmarkspartie zwischen dem Beginn der Doppelbildung und der Knickung N_5 . PAL. 100fach.
- Fig. 11. Oblongatarückenmark an der Biegung N_4 . PAL. 100fach.
- Fig. 12. idem mehr cranial. Höhe des XII. Kerns. PAL-Karmin. 80fach.
- Fig. 13. idem mehr cranial. Höhe der Olive. PAL-Karmin. 60fach.
- Fig. 14. idem mehr cranial. Höhe des IX. und X. Austritts. PAL-Karmin. 60fach.
- Fig. 15. idem. Höhe des VII. Kerns. PAL-Karmin. 60fach.
- Fig. 16. idem. Höhe des VIII. Kerns. Karmin. 36fach.
- Fig. 17. idem. Übertritt des Corpus restiforme ins Kleinhirn. Karmin. 25fach.
- Fig. 18. idem. Höhe des Ganglion interpedunculare. Oberes Ende der Diastase. *lRh* linke, *rRh* rechte diastatische Rückenmarkshälfte. Karmin. 25fach.
- Fig. 19. Vierhügelregion. Bindearmkreuzung. *lRh* linke, *rRh* rechte Rückenmarkshälfte. Karmin. 16fach.
- Fig. 20. idem. Höhe des Nucl. ruber. Karmin. 16fach.
- Fig. 21. idem. Höhe der vorderen III. Kerne. Karmin. 16fach.

- Fig. 22. Zwischenhirn. Höhe des Corp. genic. ext. *II* Tract. opt. Karmin. 16fach.
- Fig. 23. idem. Höhe der hinteren Commissur. *II* Tract. opt. Karmin. 16fach.
- Fig. 24. idem. Höhe des Corp. genic. int. *II* Tract. opt. Karmin. 16fach.
- Fig. 25. idem. Höhe des Ganglion habenulae. Karmin. 25fach.
- Fig. 26. idem. Chiasma nerv. optic. Karmin. 50fach.
- Fig. 27. Thalamus. Karmin. 16fach.
- Fig. 28. idem und Thalamustrahlung. Karmin. 16fach.
- Fig. 29. Großhirn-Ammonshorn. Karmin. 25fach.
- Fig. 30—39. Querschnitte durch das Rückenmark, vom Dorsalmark (Fig. 30) bis zum Sacralmark (Fig. 39) absteigende Serie. Doppelbildung. PAL-Karmin. 25fach.
- Fig. 40. Zellen aus dem Thalamus.
- Fig. 41. Zellen aus dem Großhirn. Parietallappen.
- Fig. 42. Großhirnrinde. Parietallappen.
-

Für unser Programm und seine Verwirklichung.

Von

Wilhelm Roux.

(Schluss.)

II. Die Methoden der Entwicklungsmechanik.

Da auch über die Methodik der Entwicklungsmechanik Zweifel und irrthümliche Auffassungen entstanden und geäußert worden sind, so wollen wir uns auch mit dieser hier nochmals befassen.

Es sei zunächst das Wesentlichste meiner früheren Darstellungen reproducirt; dabei sollen auch hier wieder, wie im ersten Abschnitt, die von HERTWIG verwendeten Theile unserer Äußerungen *kursiv*, die zu ihrer Ergänzung nöthigen Theile gesperrt gedruckt werden, so dass der Leser gleich bei der ersten Lektüre erkennen kann, welche Art von Auslese seitens dieses Autors getroffen worden ist. Diese Art der Vorführung gestattet, die spätere Besprechung durch Hinweise sehr zu kürzen.

IIa. Frühere Darlegungen über die causalen Forschungsmethoden der Morphologie der Organismen.

Die älteste meiner von HERTWIG herangezogenen Äußerungen über die für die Entwicklungsmechanik nöthige Methodik findet sich in einem kleinen Referate vom Jahre 1883 über die reichen causalen Ergebnisse, welche WILHELM MÜLLER (9) in seiner Untersuchung der Massenverhältnisse des menschlichen Herzens bei normalen und pathologischen Zuständen des Körpers gewonnen hatte.

Es ward bei dieser Gelegenheit in der Hauptsache (also von Nebensächlichem abgesehen) richtig Folgendes ausgeführt (1, Bd. II. pag. 21—23):

»Die menschliche Anatomie ist gegenwärtig gerade so weit gefördert, um ihrem Vertreter zu gestatten, gestützt auf das vorliegende reiche deskriptive Kenntnismaterial dieser am besten gekannten

Species, von höheren Gesichtspunkten aus die Untersuchung des Menschen mit Aussicht auf eine reiche Ernte noch einmal von Grund aus beginnen zu können. Nach annähernder Erschöpfung der rein deskriptiven Methode, ferner des bisher nur innerhalb eines beschränkten Aussichtskreises verwertheten physiologischen Gesichtspunktes und nach einem Überblick vom vergleichenden Standpunkte aus sind wir wohl genügend mit Vorkenntnissen ausgerüstet, um mit einiger Aussicht auf Erfolg nach dem alle anderen überschauenden causalen Gesichtspunkte emporzustreben, von welchem aus nicht bloß mannigfache neue Thatsachen zu erkennen sein werden, welche von den anderen Gesichtspunkten aus nicht wahrnehmbar waren, sondern von welchem aus auch noch ein Einblick in das ‚wirkliche‘ morphogenetische Geschehen an sich, in das Zusammenwirken der die normalen Formen gestaltenden Kräfte gewonnen werden kann.

»Die Ausübung dieser causalen Forschung ist keineswegs an eine Vervollkommnung der ‚technischen‘ Methodik gebunden. Im Gegentheil, manche der älteren Methoden wird dabei wieder zu Ehren kommen, und die gegenwärtig das allgemeine Interesse beherrschende Farbenschale in Verbindung mit dem Mikrotom sinken zu Hilfsmitteln neben vielen anderen herab; sie stehen gleichwerthig neben Pincette und Skalpell, neben Schere und Schraubstock, neben Wage und Maßstab; und zu diesen werden sich noch Volumenometer und Aräometer, Goniometer und Planimeter, Glühtiegel und Bürette und andere Instrumente aus den Laboratorien des Physikers und Chemikers zu gesellen haben. *Die »Universalmethode« des causalen Anatomen wird ebenso wenig die Anwendung des Messers wie des Farbstoffes oder des Maßes, sondern einzig die Geistesanatomie, das analytische, causale Denken sein.*

»Das Thema der vorliegenden Arbeit (W. MÜLLER's) ist eines der häufigst bearbeiteten; und kaum wohl hätte man erwartet, durch eine erneute Untersuchung viel Neues zu erfahren. Da außer dem Sujet auch die technische Methode der Untersuchung nicht von den früher verwandten Methoden abweicht, so muss die Gewinnung der neuen Resultate von dem, was der Autor von sich aus hinzu thun kann, abhängig gewesen sein. Dies ist in der That der Fall. Unermüdlicher, jahrelang auf dasselbe Thema verwandter Fleiß, kritische Schärfe in der Wahl und Verwerthung des Materials sowie in der Erörterung der Ergebnisse, besonders aber eine dem Beginne der Arbeit vorausgehende, bis in die letzten bekannten (oder

zu vermuthenden) Komponenten fortgesetzte Analyse sind die Faktoren, welchen wir die Bereicherung unseres Wissens durch die vorliegende Arbeit zu danken haben.«

Von diesem *causalen analytischen Denken* wird dann in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwicklungsmechanik (im Jahre 1885) gesagt (1, Bd. II. pag. 14):

»Dieses aber muss nothwendig einer solchen Arbeit vorausgehen, wenn sie nicht auf Abwege führen und nach der Ausbeutung eines vielleicht zufällig gemachten Fundes stehen bleiben, sondern stetig weiter führen soll. Nachdem ich mich dieser analytischen Arbeit unterzogen habe, liegt eine gewisse Versuchung darin, die theoretischen Ergebnisse derselben schon jetzt mitzutheilen; und ich würde ihr vielleicht nachgeben, wenn ich nicht wüsste, dass der Mehrzahl der Fachgenossen weniger an der Erkenntnis selber, als bloß an den mit ihrer Hilfe gewonnenen neuen konkreten Kenntnissen gelegen ist. Daher werde ich mich begnügen, den Leser successive, mit den greifbaren Früchten zugleich, von den Ergebnissen der Analyse zu unterrichten.

»Diese letztere zeigte viele causale Fragen auf, welche der experimentellen Methode schon jetzt zugänglich sind. Fast alle aber führten im Weiterverfolgen zu einer und derselben großen Vorfrage, zu einer Alternative, von welcher aus die causale Auffassung fast aller Bildungsvorgänge in zwei wesentlich verschiedene Bahnen gelenkt wird. Dies ist die Frage: Ist die Entwicklung des ganzen befruchteten Eies resp. einzelner Theile desselben ‚Selbstdifferenzirung‘ dieser Gebilde resp. Theile oder das Produkt von ‚Wechselwirkungen mit ihrer Umgebung, also abhängige Differenzirung‘? Eventuell, welches ist der Antheil jeder dieser beiden Differenzirungsarten in jeder Entwicklungsphase des ganzen Eies und seiner einzelnen Theile?

»In der Beantwortung dieser Frage liegt meiner Einsicht nach der Schlüssel zur causalen Erkenntnis der embryonalen Entwicklung.«

Unter Selbstdifferenzirung eines (abgegrenzten oder abgegrenzt gedachten) sich verändernden Theiles ist zu verstehen eine Veränderung, welche ihrer specifischen Art nach rein durch Kräfte oder Wirkungen bestimmt und bewirkt wird, die in dem veränderten Theile selber liegen resp. stattfinden. Wenn dagegen äußeren Einwirkungen auf einen Theil ein wesentlicher, die specifische Art seiner Veränderung bestimmender, also nicht bloß

die Veränderung »auslösender« Antheil zukommt, so wird diese Veränderung als »abhängige Differenzirung« des Theiles bezeichnet.

»Bezüglich ‚bestimmter Theile‘ des Eies oder des Embryos können wir also fragen, ob ihre Entwicklung Selbstdifferenzirung oder abhängige Differenzirung ist. Statt aber so die Gebiete von vorn herein willkürlich räumlich zu umgrenzen und nach der inneren oder äußeren Lage ihrer Differenzirungsursachen zu forschen, können wir auch umgekehrt (NB. in Gedanken) die Systeme ‚ursächlich‘ abgrenzen, derart, dass jedes System alle zu einem Differenzirungsvorgange beitragenden Ursachen umfasst; danach fällt die obige Alternative aus und die Aufgabe wird: die Gewinnung der Topographie der zusammenwirkenden Differenzirungsursachen für jeden einzelnen Entwicklungsvorgang. Aus dem Vergleiche dieser Topographie der Ursachen mit der Topographie des von ihnen geschaffenen Differenzirungsproduktes würde dann die obige Alternative von selber ihre Lösung finden.

»Jeder Forscher, der sich eingehend mit Entwicklungsmechanik befassen wird, wird finden, dass er bei der causalen Beurtheilung jedes sichtbaren Entwicklungsgeschehens immer wieder zunächst auf diese Frage stößt; und keine specielle Untersuchung, welche wir auf diesem Gebiete vornehmen können, kann uns wirklichen causalen Aufschluss geben, wenn sie nicht wenigstens bis zur Lösung dieser Frage in Bezug auf den untersuchten Vorgang fortgeführt worden ist. Wenn aber im Laufe der nächsten Jahre durch Lösung einer größeren Anzahl derartiger Einzelfragen der Wirkungsumfang jedes dieser beiden Principien annähernd festgestellt ist, dann werden wir schon tief eingedrungen sein in den jetzt noch geschlossen vor uns liegenden Complex unbekannter, eng unter einander verketteter Probleme (1, Bd. II. pag. 16).

»Schließlich aber können Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung der Theile und damit Evolution und Epigenesis sich wie im organischen Geschehen in mannigfachem Zusammenwirken kombiniren [eine Art des Geschehens, welche ich als ‚gemischte Differenzirung‘, *differentiatio mixta*, bezeichnen will]; und es wird dann unsere Aufgabe sein, bei der Deutung unserer Beobachtungen doppelte Vorsicht und doppelten Scharfsinn aufzuweisen, um die Antheile jedes beider Principien richtig von einander zu sondern (1, Bd. II. pag. 20).

»Es ist wohl nicht nöthig, nochmals hervorzuheben, dass jede

Differenzirung, an sich betrachtet, das Produkt von Wechselwirkung ist; und dass es uns bei der Unterscheidung von selbständiger und abhängiger Differenzirung immer nur darauf ankommt, zu ermitteln, ob die spezifischen Ursachen einer Veränderung in dem Bezirke der wahrnehmbaren Veränderung selber oder außerhalb desselben gelegen ist. (1, Bd. II. pag. 254.)

In dem zur Orientirung über die Natur der vorliegenden Probleme dienenden ersten Beitrag (vom Jahre 1885) wird unter Anderem die Frage aufgeworfen und experimentell behandelt (1, Bd. II. pag. 187): »ob der Embryo vielleicht in den frühesten Phasen ein aus der Lagerung aller Theile zu einander resultirendes, auf geheimnisvolle Weise vermitteltes ‚formales‘ Gesammtleben führe, so dass die Lebensfähigkeit des Embryos aus der ‚typischen‘ Gesammtanordnung ‚aller‘ Theile resultire, und dass daher in diesem Stadium der Form an sich eine wesentliche funktionelle Bedeutung zukomme«. Die Möglichkeit dieser Art Leben wird im selben Beitrag wie noch nebenbei in späteren Abhandlungen experimentell sehr eingeschränkt. Immerhin haben die Versuche der letzten Jahre gezeigt, dass diese Möglichkeit für die zwei und vier ersten Furchungszellen in Bezug auf die gestaltlichen Leistungen größtentheils zutrifft. Es scheint mir nicht überflüssig, die Begründung, eigentlich die »Entschuldigung«, die ich damals für nöthig hielt, hier zu reproduciren; sie lautet (pag. 188):

»Ich bin überzeugt, dass manchem meiner Leser diese Vorstellung ebenso mystisch wie von vorn herein unwahrscheinlich erscheinen wird. Indess, wenn man vor einem geschlossenen Komplex unbekannter Probleme steht, ist es schwer zu sagen, was wahrscheinlich, was unwahrscheinlich ist. Es ist nicht ohne Prüfung von vorn herein zurückzuweisen, dass in der Komplikation der Verhältnisse während der embryonalen Entwicklung, wo wir Leistungen vor sich gehen sehen, die sonst in ähnlicher Weise in der Natur nicht vorkommen und von uns leider auch nicht künstlich nachgemacht werden können, dass da auch besondere Arten von Energien entstehen, für welche außerhalb dieser Prozesse und auch selbst in dem späteren ‚funktionellen Leben‘ des Individuums, außer bei der Regeneration, keine Gelegenheit mehr gegeben ist; Energien, welche ebenso sehr in ihren Wirkungen von den uns zur Zeit bekannten Arten der Energie verschieden sind, wie es die Elektrizität von den übrigen Energien ist; und die Elektrizität ist lange genug unbekannt geblieben, obgleich ihre Erzeugungsbedingungen relativ einfache sind

»Wer nicht blind das, was als höchstes Resultat unserer Untersuchungen erst gewonnen werden muss, in Form der allerdings sehr gebräuchlichen *petitio principii* als selbstverständlich und keines Beweises bedürftig von vorn herein annimmt, der wird sich bei den causalen Untersuchungen der embryonalen Entwicklung immer unsere Eventualität vor Augen zu halten und sich zu fragen haben, ob die von ihm beobachteten Vorgänge sich unter die Leistungen bekannter Kraftformen subsummiren lassen, oder ob sie zur Annahme besonderer ‚*Wirkungsweisen*‘, wie differenzirender Fernwirkungen u. dgl., und damit zur Annahme besonderer Energien nöthigen.

»Da es uns überhaupt nicht um Wahrscheinlichkeit, sondern um dereinstige Gewissheit zu thun ist, ist es gut, das Gebiet der ‚*Möglichkeiten*‘ möglichst in Gedanken zu erschöpfen, um so die Augen für alle eventuellen Vorkommnisse zu öffnen. Denn bekanntlich ist es mit dem Sehen wie mit dem Hören: Es nimmt auch mit den Augen Jeder bloß das wahr, was er versteht und wie er es versteht.« (s. 1, Bd. II. pag. 188.)

Diese Stelle ist von meinem Herrn Gegner sehr falsch gedeutet worden (siehe unten pag. 290).

Auf diese Citate aus dem ersten Beitrag zur Entwicklungsmechanik mögen nun einige Theile aus der schon im ersten Abschnitt erwähnten Rede: Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft (vom Jahre 1889) folgen (s. 1, Bd. II. pag. 30—32):

»Auf welchem Wege sollen wir nun die Kenntnis der Ursachen der Entwicklungsvorgänge gewinnen?

»Zunächst wurde auch zur Lösung dieser Aufgabe der Weg der einfachen, aber möglichst genauen Beobachtung des ‚normalen‘ Geschehens eingeschlagen, und mit Hilfe des inductiven und deductiven Schließens wurde aus dem Beobachteten mancher ursächliche Zusammenhang abgeleitet. BALFOUR, ED. v. BENEDEN, V. v. EBNER, WALDEYER, WEISMANN, RAUBER, KLEINENBERG, STRASSER, AL. GOETTE, G. SCHWALBE u. A., vor Allen aber WILH. HIS haben sich dieser Methode mit Erfolg bedient; und letzterem Autor verdanken wir eine ganze Reihe wichtiger ursächlicher Ableitungen. Doch ist nicht zu verkennen, dass die Anwendbarkeit dieser Methode für ursächliche Ableitungen eine sehr beschränkte ist, und dass die auf diese Weise gewonnenen Schlüsse vielfach nicht die für so fundamentale Fragen wünschenswerthe Sicherheit darbieten. Es giebt in jedem einzelnen

Falle eine ganze Reihe von Möglichkeiten und oft keine sicheren Argumente für die Auswahl bloß einer einzigen von diesen; denn das dabei verwendete Argument, dass das Einfachste auch das Wahrscheinlichste sei, lässt uns hier oft im Stich, schon desshalb, weil wir die organischen Gestaltungsprincipien vielfach nicht genügend kennen, um zu verstehen, was für sie das »Einfachste« sei.

»Und selbst die Benutzung der ‚vergleichenden‘ Betrachtung von Verschiedenheiten der normalen Entwicklung bei einander nahestehenden Thierklassen vermag uns, meiner Meinung nach, *nicht vollkommene Sicherheit über die Ursachen dieser Verschiedenheiten zu geben*, auch wenn bei ‚Variationen‘ eines Faktors ein anderer Faktor wiederholt in derselben Weise geändert sich zeigt. So schien selbst einer der besten der mit dieser Methode abgeleiteten Schlüsse noch zweifelhaft, nämlich die Deutung BALFOUR's, dass die bloß partielle Furchung der nahrungsdotterreichen Eier verschiedener Wirbelthiere: der Haifische, Knochenfische und Vögel, in der Art durch die große Menge des aufgespeicherten Dotters bedingt sei, dass der Bildungsdotter und damit die theilenden Kräfte für diese Menge quantitativ zu gering seien. Denn im normalen gegenwärtigen Entwicklungsgeschehen ist Alles durch Jahrmillionen lange Verbesserung so eingerichtet, dass es vollkommen dem Bedürfnis genügt; und wenn ein Bedürfnis zur Durchtheilung vorhanden gewesen wäre, würden sicher auch die Kräfte dazu nicht fehlen.

»Man könnte umgekehrt die Vermuthung hegen, die anfängliche Furchung bloß eines Theils des Dotters sei direkt funktionell bedingt, indem eine weitere Zerlegung zunächst nicht nöthig, vielleicht sogar störend für den Ablauf der ersten Entwicklungsvorgänge wäre.

»Sicherer führt uns schon die ursächliche Deutung des Zusammenhanges stets zusammen vorkommender ‚Varietäten, der Entwicklung des Individuums. Wenn z. B., wie bereits in mehreren Fällen sich gezeigt hat, beim Fehlen des langen Kopfes des *Musculus biceps brachii* stets auch der *Sulcus intertubercularis*, in welchem die Sehne dieses Kopfes normaler Weise liegt, fehlt, so werden wir mit Sicherheit auf eine ursächliche Beziehung zwischen beiden Bildungen schließen dürfen; und schon unsere heutige geringe entwickelungsmechanische Einsicht lässt uns des Weiteren folgern, dass nicht die Sehne fehlt, weil ihre Verlaufsfurche nicht angelegt ist, sondern dass der Causalnexus der umgekehrte sein muss.

»Durch die Verwerthung solcher Vorkommnisse hat auch die vorstehend erwähnte Deutung BALFOUR's ein höheres Maß von Wahrscheinlichkeit gewonnen; indem ich nämlich, allerdings erst in einigen Fällen, beobachtete, dass beim Froschei, welches normaler Weise der totalen Furchung unterliegt, im Falle abnorm großer Einlagerung von Nahrungsdotter, an Rieseneiern vom Achtfachen des normalen Volumens zunächst bloß partielle Furchung eintrat.

»*Doch der Hauptweg, der uns zu sicherer Erkenntnis der Ursachen führt, ist der des Experiments*, dieses großen Hilfsmittels des Menschen, mit dem er die Natur zwingt, auf seine Fragen Antwort zu geben, und dem er die riesenhaften Fortschritte in der Erkenntnis der Natur und in der Dienstbarmachung ihrer Kräfte verdankt.

»*Aber das Experimentiren an sich giebt noch nicht die Gewähr, dass wir dadurch vorwärts schreiten in der Erkenntnis*, ebenso wenig als die zahllosen, Jahrhunderte lang fortgesetzten Experimente der Alchemisten uns in der Erkenntnis der Natur wesentlich gefördert haben. Der rasche Fortschritt der Chemie seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts, ebenso wie schon vorher derjenige der Physik beruhten auf einer besonderen Art des Experiments, auf dem analytischen Experimente; und um dieses anstellen zu können, muss ihm das analytische Denken vorausgegangen sein.

»Der Zerlegung der Entwicklungsvorgänge in ursächliche Komponenten werden wir uns nur allmählich nähern können, und zwar durch Beantwortung einiger Vorfragen, welche meiner Ansicht nach zunächst in Angriff zu nehmen sind, nämlich der Fragen nach der Zeit der ursächlichen Bestimmung einer Gestaltung und nach dem Ort der Ursachen derselben. Durch die Beantwortung der ersteren Frage erfahren wir, in welcher Periode der Entwicklung, durch die der letzteren, an welchem Orte wir die Ursachen eines Vorganges zu suchen haben (1, Bd. II. pag. 37).

»War es für die Pathologie von Nutzen, dass die Pathologen seit MORGAGNI zunächst nach dem Sitze und dann erst nach den Ursachen der Krankheit forschten, so haben wir wohl einen gleichen Nutzen von demselben Gange der Untersuchung auch für die Ermittlung der normalen Entwicklungsursachen zu gewärtigen. Wir erfahren so z. B., ob die Ursachen eines Gestaltungsvorganges in den durch ihn umgestalteten Theilen selbst gelegen sind, ob der Vorgang also als ‚Selbstdifferenzirung‘ zu betrachten

ist, oder ob äußere Theile an der betrachteten Umgestaltung mitwirken. <

Ein dem Reiche des Anorganischen entnommenes Beispiel mag den Nutzen der Kenntnis der Örtlichkeit der Ursache demonstrieren: Wir sehen in der Entfernung eine geschlossene Reihe von Wagen dahinfahren, können aber, wenn keine, durch besondere, uns in ihrer Bedeutung bekannte Gestalt ausgezeichnete Lokomotive zu sehen ist, nicht wissen, ob der vorderste Wagen alle anderen zieht (wobei sie in zugfester Verbindung unter einander stehen müssen), oder ob der hinterste sie alle schiebt (was Einrichtungen zu druckfester Verbindung voraussetzt), oder ob ein mittlerer Wagen oder jeder einzelne Wagen ein Motorwagen ist etc. Wenn wir aber diese örtliche Frage gelöst haben, sind wir der Einsicht in das Geschehen doch schon näher gekommen. Durch bloßes Zusehen beim normalen Geschehen, also beim Fahren der geschlossenen Wagenreihe, werden wir aber nichts davon ermitteln können; wohl aber durch Beobachtung von Variationen: so wenn beim Bergabwärtsfahren einzelne vordere Wagen vorausseilen, oder beim Bergauffahren hintere zurtückbleiben; am besten durch das Experiment: durch Ausschaltung des vordersten, hintersten Wagens etc.

Daher wurde loco cit. gefolgert:

»Mit diesen Vorkenntnissen über die ursächlichen Verhältnisse werden wir auch dem Wesen der Ursache selbst schon ein wenig näher kommen.

»Auf diesem Wege war es mir z. B. möglich, zu ermitteln, dass die Richtung der Mittelebene des Frosches im Ei schon zwei Tage vor der ersten, diese Richtung bekundenden Organanlage bestimmt ist, dass jedoch im unbefruchteten Ei diese Bestimmung noch nicht getroffen ist, sondern dass diese Lage gerade während der Befruchtung normirt wird. Durch diese Einsicht wurde dann die Vermuthung nahegelegt, dass diese Bestimmung vielleicht durch die Befruchtung erfolge; und die daraufhin angestellten, lange Zeit erfolglosen Versuche ergaben nach Ermittlung der geeigneten Methode die Richtigkeit dieser Vermuthung. Zugleich zeigte sich, dass wir es vermögen, die Befruchtungsrichtung und damit auch die Lage des Thieres im Ei beliebig zu bestimmen, und fernerhin, dass diejenige Seite des Eies, an welcher wir den Samenkörper eindringen lassen, zur hinteren Körperhälfte des Thieres wird, während aus derjenigen Eihälfte, in welcher zur Zeit der Befruchtung der weibliche Zeugungstheil, der Eikern liegt, die Kopfhälfte des Thieres hervorgeht. <

Nachdem darauf hingewiesen worden war, dass wir bisher das Meiste an causaler Kenntniss der organischen Gestaltungen den Pathologen verdanken, wurde die Anwendbarkeit pathologischer Ergebnisse zu Rückschlüssen auf die normalen Gestaltungsweisen und Vorgänge (s. 1, Bd. II. pag. 45) erörtert:

»Die Anwendbarkeit auch der nicht bloß auf Ausfallerscheinungen beruhenden pathologischen Erfahrungen auf die normalen Verhältnisse, die Zulässigkeit des Rückschlusses von den in ‚pathologischen‘ Verhältnissen beobachteten Gewebsreaktionen auf die ‚normalen‘ Gewebsleistungen beruht auf der weiteren (NB. an den Säugethieren gemachten) Erfahrung, dass *die Eigenschaft der Gewebsreaktion so wenig von der Eigenschaft der veranlassenden äußeren Ursache, so sehr dagegen von den Eigenschaften des reagirenden Substrates abhängt*, dass diese Ursache fast bloß als das ‚auslösende‘ Moment für das in Thätigkeittreten des specifischen, an sich sehr stabilen Gewebsemechanismus zu betrachten ist. Die ‚progressiven‘ abnormen Leistungen sind meist bloß gesteigerte oder anachronistische Bethätigungen der ‚normalen‘ Eigenschaften [die regressiven Leistungen, wie Degeneration, Schwund, interessiren uns hier nicht].

»Diese Stabilität der produktiven Reaktionsweisen der Gewebe beraubt uns leider der Möglichkeit, aus den Reaktionen auf verschiedenartige Einwirkungen einen Schluss auf die inneren Eigenschaften des reagirenden Substrates zu machen, wie wir es wohl vermöchten, wenn verschiedenartige Einwirkungen wesentlich verschiedenartige Reaktionen zur Folge hätten.

»Immerhin wird bei der Verwerthung ‚pathologischer‘ Erfahrungen zu Rückschlüssen auf die ‚normalen‘ Vorgänge mit Vorsicht zu verfahren sein. So dürfen wir z. B. aus dem interessanten Ergebnis der Untersuchungen THOMA's über die kompensatorische Verdickung der innersten Haut (an umschriebener Stelle) zu weit gewordener Blutgefäße nicht ohne besondere darauf gerichtete Untersuchungen annehmen, dass auch die normale, der eigenen Gestalt des Flüssigkeitsstrahles angepasste Gestaltung der Lichtung der Blutgefäße auf diese Weise hergestellt werde.

»Dagegen konnten wir aus der Beobachtung JULIUS WOLFF's u. A., dass auch in abnormen Verhältnissen, z. B. bei schief geheilten Knochenbrüchen, eine dieser neuen Form angepasste, äußerst zweckmäßige Knochenstruktur entsteht, sofort schließen, dass auch die normale Struktur der Knochen durch wesentlich dieselben Mechanismen

der den Knochen zusammensetzenden Gewebe hergestellt werden kann, dass diese Struktur also nicht nothwendig in ihren zahllosen zweckmäßigen Einzelbildungen uns vererbt zu werden braucht.

»Ebenso gestatten die vielfachen Veränderungen, welche die Muskeln, Knochen und Bänder nach dem Schwund der Ganglienzellen der sogenannten Vorderhörner des Rückenmarks bei der spinalen Kinderlähmung erfahren, eine ganze Reihe von Schlüssen auf gestaltende Einwirkungen, welche auch normaler Weise zur Ausbildung und Erhaltung nöthig sind; während aus der That- sache, dass zwischen öfter bewegten Bruchenden eines Knochens ein Gelenk sich ausbildet, nicht zu folgern ist, dass auch die normale Gelenkbildung auf entsprechende Weise veranlasst wird.«

Nach Besprechung der vielen früheren verfehlten orthopädischen Behandlungsmethoden wird (pag. 48) gesagt:

»Wir müssen sagen: Diese Umwege hätten schon vor Jahrzehnten, schon seitdem eine richtige Unterscheidung der Gewebe gewonnen war, durch methodisch angestellte, analytische Thierversuche vermieden werden können. Aber freilich erst jetzt, durch die aseptische Wundbehandlungsmethode, sind wir in den Stand gesetzt, der Orthopädie durch exakte experimentelle Erforschung der gestaltenden Reaktionsweisen der Gewebe und ihrer auslösenden Ursachen eine analytische, für die Praxis verwerthbare Grundlage zu geben. Doch diese Aufgabe wird selber nur auf der Basis entwickelungsmechanischer Einsicht zu lösen sein¹⁾.

Über das Specielle unserer Methodik wird in dem Artikel »Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik« ausführlicher gehandelt (1, Bd. II. pag. 87 u. f.):

»Um aus den vielen gleichzeitig auftretenden Veränderungen eines Embryos die wesentlichen ursächlichen Beziehungen eines der Untersuchung unterzogenen Bildungsvorganges zu ermitteln, haben wir ein nicht unerhebliches, wenn auch nur negatives Hilfsmittel in der vergleichenden Betrachtung der Nebenumstände desselben Bildungsvorganges bei verschiedenen Thiergattungen oder

¹⁾ Im Interesse der »funktionellen Orthopädie« (s. 1, Bd. I. pag. 731, 766) sei auf einen dieser Stelle angeschlossenen längeren Exkurs über die wissenschaftliche Erforschung und die darauf zu gründende Behandlung der Deformitäten der Wirbelsäule durch analytische, die Reaktionen der einzelnen dabei betheiligten Gewebe: Knorpel-, Knochen-, Binde- und Muskelgewebe, sowie deren Ursachen ermittelnde Versuche hingewiesen.

Klassen. Denn nur die allen Wiederholungen desselben Vorganges gemeinsamen Umstände werden wesentliche sein; dabei ist aber nicht zu übersehen, dass sie darum noch nicht nothwendig auch wesentlich sein müssen.

»Immerhin ist der Nutzen solcher vergleichender Beobachtung zumal jetzt bei dem Anfange (NB. exakten) causalen Strebens ein sehr erheblicher. Unsere Vorstellungen und Vermuthungen werden durch diese Vergleichung oft von einer falschen Bahn abgehalten und auf den richtigen Weg geführt werden.

»Der Forscher auf dem Gebiete der Entwicklungsmechanik muss sich daher bei seinen aus praktischen Gründen oft längere Zeit an ein einziges Objekt gebundenen Forschungen stets bestreben, größere ontogenetische Entwicklungsreihen zu überblicken; ja wenn es möglich wäre, sollte er die ganze beschreibende thierische und pflanzliche (onto- wie phylogenetische) Entwicklungsgeschichte kennen und bei seinen Ableitungen berücksichtigen.

»Außer den Veränderungen, die durch das *künstliche Experiment* gesetzt werden, kommen als Missbildungen oder als bloße Variationen oder als Folgen von Erkrankungen nicht selten Veränderungen der Organismen vor, die denen des analytischen Experiments an ihnen annähernd oder ganz entsprechen und daher in ähnlicher Weise wie dieses zu causalen Ableitungen zu verwerthen sind (*Natur-experimente*).

»Noch weit mehr als bei den stets mit weniger Komponenten arbeitenden Versuchen an anorganischen Objekten ist bei der Anstellung und besonders bei der Deutung von Experimenten an Organismen *ein gewisses Maß vorausgreifender eigener Einsicht unerlässlich nöthig*. Wer sich solche nicht angeeignet hat, der wird vielfach sehr irrthümliche Schlüsse aus seinen Experimenten, oder aus denen Anderer ziehen; dem kann es sogar geschehen, dass sich ihm die unbekannte Complicirtheit der organischen Verhältnisse in solchem Maße ausdehnt, dass er aus den Folgen eines Experiments überhaupt keinen speciellen Schluss zu ziehen sich getraut.

»So hat ein Autor gegen ein vom Ref. angestelltes Experiment, in welchem Froscheier einen Tag länger als normal in ihrer anfänglichen Einstellung mit der weißen Seite nach unten erhalten wurden, und somit die sonst in dieser Zeit eintretende Aufwärtsdrehung der unteren Seite des Eies verhindert worden war (wobei sich zeigte, dass die Medullarwülste unter bilateralem Herabschieben von

Material auf dieser ursprünglich weißen Unterseite des Eies zur Anlage kommen), den Einwand erhoben, dies Experiment gestatte keinen Schluss auf die normalen Verhältnisse, da das Ei in abnorme Bedingungen gebracht worden sei; unter ganz normalen Bedingungen würde nach diesem Autor das Medullarrohr auf der Mitte der von vorn herein schwarzen Oberseite entstanden sein.

»Wenn nun wohl kein mit der Sachlage Vertrauter diesem speciellen Urtheile zustimmen wird, so müssen wir uns gleichwohl stets gegenwärtig halten, dass wir die bei jedem organischen Bildungsvorgänge beteiligten Komponenten wahrscheinlich noch nicht annähernd übersehen und daher nicht sicher zu beurtheilen vermögen, wie viel und welche Komponenten wir auch bei einem möglichst analytischen Experimente alteriren. Wir können daher erst dann sicher sein, die Ergebnisse eines Experiments richtig gedeutet zu haben, wenn die Ergebnisse zweier oder mehrerer verschiedenartiger Experimente über denselben Vorgang auf die gleichen Zusammenhänge oder Vorgänge hindeuten (1, Bd. II. pag. 89).

»In dem soeben citirten Falle hatte Ref. desshalb zugleich das Ergebnis des angeführten Experiments durch Versuche mit tief greifenden lokalen Defekten als Marken kontrollirt; und diese ganz anderen Versuche hatten zu demselben Schluss über die frühere Lage des Materials des Medullarrohres oberhalb neben dem Äquator des Eies geführt.

»Drittens gelang es durch starke Pressung der Froscheier zwischen parallelen senkrechten Glasplatten, das erschlossene normale seitliche Herabwachsen der Urmundlippen ganz zu verhindern; die später gebildeten Medullarwülste formirten dabei einen den Äquator des Eies rings umziehenden Gürtel; es zeigte sich also die für diesen Fall vorausgesagte ‚Asyntaxia medullaris totalis‘ (Roux).

»Der aus diesen ‚drei verschiedenen‘ Experimenten folgende Schluss, dass die Gastrulation des Frosches durch bilaterale Epibolie und Konkrescenz auf der Unterseite des Eies erfolgt, und dass die Außenseite der Urmundränder die Anlagestelle der Medullarwülste ist, ist daher ein so sicherer, dass er weder durch die an sich erfreuliche nachträgliche Zustimmung von Seiten deskriptiver Forscher [v. DAVIDOFF, O. HERTWIG, KEIBEL u. Ä.] an Sicherheit etwas gewinnen konnte, noch durch den Widerspruch derselben hätte etwas einbüßen können; vielmehr *müssen, derartig‘ ermittelte Thatsachen als die ersten festen Grundsteine unserer*

Kenntnis von den ‚Vorgängen‘ der Entwicklung betrachtet werden, derart zugleich, dass alle solche Ansichten, welche mit diesen Thatsachen wirklich unvereinbar sind, mit Sicherheit als unrichtig bezeichnet werden können¹⁾.

»Die Entwicklungsmechanik muss sich, wie jede neue Richtung in der Wissenschaft, die ihr gebührende Stellung erst nach und nach erwerben. Aber gleichwohl wird es unsere Nachkommen wohl befremden, dass die jetzt herrschende deskriptive Richtung diese sicheren Angaben der Entwicklungsmechanik so lange ignoriert hat, bis deskriptive Forscher zu denselben Ansichten gelangten, und besonders, dass sie diesen letzteren Angaben mehr Werth beilegt als ersteren. Dies wird ein bleibendes Zeugnis für das ungentügende Verständnis der betreffenden Forscher von dem Werthe des Experiments sein (s. 1, Bd. II. pag. 89).

»Solche Experimente müssen aber wirklich gemacht sein, und die Natur muss darauf entsprechend reagiert haben. Es ist eine nicht zu billigende Auffassung, wenn RAUBER [Zoolog. Anz. 1886. pag. 170] nach einem Experiment, welches, wie zu erwarten, sogleich mit dem Tode der Objekte endete, die Meinung äußert: ‚Es wird aber für die Meisten schon hinreichend sein, auch nur in Gedanken das genannte Experiment [Vertauschung der Furchungskerne eines Kröten- und eines Froscheies] auszuführen, um zu der Überzeugung (!) zu gelangen, dass aus jenem Froschei keine vollständige Kröte, aus dem Krötenei kein vollständiger Frosch hervorgegangen sein würde.‘

»Dies Gedankenexperiment ist durchaus nicht, wie er meint, überzeugend dafür, dass auch dem Protoplasma Vererbungstendenz innewohnt.

»Die Analyse scheint es mit sich zu bringen, dass die ent-

¹⁾ HERTWIG citirt von diesen drei zusammengehörigen Experimenten allein die Asyntaxia medullaris und giebt (pag. 75) als meine Auffassung an, dass die Asyntaxia für sich allein den Grundstein des Urtheils bilden solle, der fester sei als die rein deskriptiv gewonnenen Argumente; während der Sinn der obigen Erörterung doch wohl deutlich der ist, dass dreierlei ganz verschiedenartige Experimente zu demselben Schluss führten und dass daher ihrem gemeinsamen Ergebnis eine sehr große Sicherheit zukomme. Dagegen bezeichnet HERTWIG dann seinerseits, anscheinend meine Auffassung berichtigend, die Zusammenfassung aller bezüglichen, auch der normalen Thatsachen über denselben Vorgang als nothwendig. Dieses Beispiel ist, wie schon aus den Darlegungen unseres ersten Abschnittes hervorging, typisch für die in HERTWIG's Polemik konsequent angewandte Methode.

wickelungsmechanische Forschung bei den einfachsten Lebewesen, den Protisten, beginnen müsste; und gewiss können manche wichtigen Causalverhältnisse an diesen niedersten Lebewesen leichter und sicherer als an Metazoen, ja zum Theil nur an ersteren ermittelt werden. Es sei hier nur an die überaus lehrreichen Experimente von E. G. BALBIANI, M. NUSSBAUM, A. GRUBER, BRUNO HOFER über die besonderen Leistungen des Zellkerns und des Zellleibes erinnert.

•Es ist aber darauf hinzuweisen, dass andererseits die höheren Organismen in manchen Beziehungen günstigere Verhältnisse für die ‚analytische‘ Forschung darbieten; einmal weil bei ihnen durch die weitgehende Arbeitstheilung die Fähigkeiten der einzelnen Gewebe weniger vielseitige sind, und zweitens desshalb, weil das Vermögen der Regenerationsfähigkeit bei ihnen viel geringer ist, als bei den niederen Organismen und wir daher bei ersteren den Mechanismus der normalen, sive typischen Entwicklung reiner für sich studiren können (s. I, Bd. II. pag. 90).

•Mit der Zurückführung organischer Gestaltungen auf anorganische, physikalische Komponenten ist schon ein sehr erfreulicher Anfang gemacht, so von BERTHOLD, ERRERA u. A. in Bezug auf pflanzliche, ferner von BÜTSCHLI, QUINCKE, DREYER u. A. in Bezug auf thierische Gestaltungen. Die Schlüsse sind jedoch bis jetzt größtentheils bloß Analogieschlüsse; es haftet ihnen daher noch eine große Unsicherheit an. Die Urtheile dieser Autoren beruhen darauf, dass an anorganischen Objekten auf experimentellem Wege den organischen ähnliche resp. gleiche Formbildungen hervorgebracht wurden, woraus auf eine Gleichheit der Ursachen geschlossen wurde.

•Trotz des Nutzens dieser Versuche und der wohl theilweisen Richtigkeit der aus ihnen gezogenen Schlüsse, scheint es doch, dass man sich dabei manchmal die organischen Verhältnisse zu einfach vorstellt. Wir kommen damit leicht in die Gefahr, dass sich auf morphologischem Gebiete ähnliche Irrthümer wiederholen, wie sie vor 30—20 Jahren unter den Physiologen ähnlichen Strebens vorgekommen sind. Da waren Ernährung und Sekretion bloße Diffusions- und Filtrationsvorgänge, Wachstum war bloße Quellung, Bildung einer Niederschlagsmembran um einen Tropfen war Zellbildung.

•Bei den Übertragungen der Ursachen anorganischer Gestaltungsvorgänge auf ähnliche organische Gestaltungen wird leicht der

Wirkungsantheil der experimentell geprüften Komponenten an den organischen Gestaltungen überschätzt, indem sie als alleinige oder als die formbeherrschende aufgefasst wird. Dabei wird dann übersehen, dass fast jede Komponente im Organischen durch andere entgegenwirkende Kräfte mehr oder weniger, ja derart in ihrem Antheile an der schließlichen Resultante beschränkt werden kann, dass ihr Antheil gar nicht mehr erkennbar ist. Im Bereiche anorganischer Blasen z. B. herrschen bei äußerer Ruhe die PLATEAU'schen Gesetze der Blasenspannung; im Bereiche der Organismen kann ihnen durch aktive Leistungen, durch Spannungen und Kontraktionen, also unter Kraftaufwand, vollkommen Widerstand geleistet werden; ebenso wie der Diffusion durch lebende Wände aktiv widerstanden werden und Flüssigkeit entgegen den Gesetzen der Filtration nach der Seite des Überdruckes abgeschieden werden kann. Die Salze des Fischeies unterliegen erst nach dem Tode desselben der Diffusion; und kleine Insekten leben längere Zeit in einer Luft, in der sie nach ihrem Tode in wenigen Minuten eintrocknen.

»Die bei solchen Übertragungen verwendete Umkehr des Satzes: ‚gleiche Ursachen geben gleiche Wirkungen‘ in: ‚gleiche Wirkungen beruhen auf gleichen Ursachen‘ ist uns meiner Meinung nach auf organischem Gebiete zur Zeit nicht gestattet; ich habe das früher schon an manchen Beispielen dargelegt. So z. B. sind die Äste der Bäume an ihrem Ursprunge sehr ähnlich kegelförmig gestaltet, wie das Lumen der Blutgefäße am Astursprunge; auch findet beim Ursprunge eines relativ dicken Astes am Baume eine Ablenkung des Stammes nach der anderen Seite statt, wie dies bei den Blutgefäßen auch geschieht; gleichwohl beruhen diese beiderlei Gestaltungen auf wesentlich anderen Ursachen.

»Der Schluss: ‚gleiche Wirkungen haben gleiche Ursachen‘ ist bloß bei ‚vollkommener‘ Übereinstimmung dieser Wirkungen gestattet; er setzt also für uns die vollkommene Kenntnis der Wirkungen voraus, die wir zur Zeit auf organischem Gebiete in keinem Falle haben und selbst auf anorganischem Gebiete oft entbehren (1, Bd. II. pag. 92).

»Wir können z. B. an einem in bestimmter Richtung laufenden Billardballe nicht erkennen, ob er diese Bewegung macht, weil er in dieser Richtung einen centralen Stoß erhalten hat, oder weil gleichzeitig oder nach einander zwei Stöße entsprechend verschiedener Richtungen auf ihn gewirkt haben. Wenn wir aber nicht bloß von

seiner sichtbaren Massenbewegung, sondern auch von der bei dem Anstoße stattgefundenen Änderung seiner Molekularverhältnisse vollkommene Kenntnis hätten, wenn wir also die stattgehabte ‚Wirkung‘ ‚vollkommen‘ kennten, würden wir diese Ursachen richtig erschließen können. Ist die Kugel aus weniger elastischer und weicherer Substanz, so werden die beiden Stöße äußerlich sichtbare Eindrücke hinterlassen, und bei genauer Berücksichtigung dieser Nebencharaktere werden die Ursachen des Vorganges richtiger zu beurtheilen sein.

Wir müssen uns stets gegenwärtig halten, dass dieselbe Form auf sehr verschiedene Weise und durch entsprechend verschiedene Ursachen hervorgebracht werden kann. Derselbe Gegenstand kann bildlich in gleicher Größe mit vollkommen gleichen Kontouren und Schatten durch Holz- und Steinschnitt, durch Stahl- und Kupferstich, in Photographie und Lichtdruck etc. hergestellt sein; trotzdem ermöglicht uns die Berücksichtigung der Charaktere ‚zweiter‘ Ordnung, diese Art seiner Herstellung zu erkennen.

Da wir kaum je vollkommene Kenntnis eines organischen Bildungsvorganges gewinnen werden, so ist es nöthig, um trotzdem auf seine Ursachen schließen zu können, bewusst und sorgfältig die Merkmale zweiter, ja dritter Ordnung aufzusuchen, welche an sich schon, besonders aber in ihren Variationen oft ziemlich zuverlässige Schlüsse auf die Ursachen gestatten.

Doch giebt es auch Fälle, in denen selbst die Merkmale zweiter Ordnung zwischen organischen und anorganischen Gestaltungen übereinstimmend erscheinen, obwohl die beiderlei Vorgänge nicht auf denselben Ursachen beruhen. Das ist z. B. bei der künstlichen Nachahmung der Kopulation der Geschlechtskerne durch die Selbstvereinigung zweier Chloroformtropfen, die auf alte, gestandene, wässerige Karbollösung gethan worden sind (s. 1, Bd. II. pag. 34), der Fall. Hierbei findet außer der aktiven Näherung eine prachtvolle große Radiation in der Flüssigkeit statt; gleichwohl beruht der Vorgang auf Wirkungsweisen, die im Ei nicht möglich sind.

Die organische Natur bietet oft gerade das Gegentheil zu dem Satze: ‚gleiche Wirkungen haben gleiche Ursachen‘ dar (indem verschiedene Ursachen die gleichen Gestaltungen hervorbringen). Diese Thatsache berechtigt zu dem Ausspruche, dass die organischen Formen vielfach konstanter sind, als die

Arten ihrer Entstehung, also auch konstanter, als ihre unmittelbaren Bildungsursachen. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte hat dafür bekanntlich viele Beispiele geliefert. Hier nur eines: die Gattung *Peneus* z. B. durchläuft in ihrer Ontogenese ein Naupliusstadium; das Endprodukt aber ist eine Garneele; während die übrigen Garneelen des Naupliusstadiums ganz entbehren.

»Die Entstehung Desselben auf verschiedenem Wege gilt aber nicht bloß für Thiere verschiedener Arten und Gattungen; sondern auch für Thiere derselben Art, ja für ein und dasselbe Individuum. Es sei zunächst an diejenigen Organismen erinnert, die sich normaler Weise auf zweierlei Art: sowohl durch die äußerlich nicht differenzirten Eizellen, wie durch Selbsttheilung des entwickelten Individuums vermehren. Ferner gehört hierher die Re- und Postgeneration: Ein rechter oder ein vorderer halber Froschembryo producirt die fehlende Hälfte nach, wobei die Entwicklungsvorgänge zum Theil wesentlich andere sein müssen, als bei der normalen Entwicklung.

»Diese Verschiedenheit der Bildungsweisen derselben Endprodukte, die bei manchen Regenerationen sogar unter denselben äußeren Formwandlungen verläuft wie die Entwicklung aus dem Ei, gab mir Veranlassung zur Unterscheidung zweier verschiedener Entwicklungsarten: der typischen (bei den höheren Thieren der allein ‚normalen‘) Entwicklung aus dem ganzen Ei, und der atypischen sive regulatorischen Entwicklung, oder derjenigen Entwicklung, welche nach Selbsttheilung oder nach künstlicher Theilung des entwickelten Individuums, sowie auch bei Störungen der normalen Entwicklung, z. B. bei sehr hochgradigen Deformationen der Eier etc. statt hat.« (1, Bd. II. pag. 94.)

In der Einleitung zu dem Archiv für Entwicklungsmechanik ist dann die Methodik der entwicklungsmechanischen Forschung ausführlich (auf pag. 10—24) dargelegt, wovon indess unserem Kritiker wieder nur wenig bekannt ist; daraus sind hier, das Vorstehende ergänzend, noch einige Stellen nachzutragen, welche für die Diskussion über HERTWIG's Einwendungen von Bedeutung sind.

Die Nothwendigkeit des causal-analytischen Experiments als des Hauptmittels causaler Forschung wird in folgender Weise begründet (2, pag. 10):

»Das gestaltende Wirken findet im Organismus in »unsichtbarer« Weise statt; wir können nicht sehen, wie die Ganglienzellen der Vorderhörner auf die Ausbildung der Muskeln wirken, wie

die vermehrte Aktivität das Wachsthum der Organe anregt, wie etwa von Zellen ausgeschiedene Stoffe auf andere Zellen chemotropisch anlockend wirken; ja nicht einmal, dass Zellen beim Wachsthum sich drücken und so passive Formbildung der betreffenden Theile veranlassen. Alles dies Wirken können wir nur ‚erschließen‘.

»Die Ermittlung dieser Wirkungsverhältnisse wird ferner dadurch wesentlich erschwert, dass das eigentliche gestaltende Wirken im Verhältnis zum Verlauf der sichtbaren Änderung so rasch sich vollzieht, dass selbst bei Produktion größerer Umgestaltungen das ursächliche Wirken, das Antecedens der Wirkung, also der Folge, in jedem Momente quantitativ fast immer nur um ein Differential voraus ist, derart, dass man z. B. selbst bei eventuellen passiven Deformationen nach His (wie ich experimentell ermittelt habe, s. 1, Bd. II. pag. 248) diesen Vorgang nicht durch Entfernung der drückenden Theile feststellen kann, weil die durch Pressung hervorgebrachte Form jederzeit bereits fast vollkommen im inneren Gleichgewicht ist und in jedem Moment nur ein letztes Minimum der Anpassung noch fehlt, so dass ein passiv deformirtes Gebilde nach der Entfernung der drückenden Theile nicht, gleich einem gebogenen Gummischlauch nach dem Aufhören der biegenden Kraft sogleich in seine frühere, erste Ausgangsform zurückkehrt (2, pag. 11).

»Da ferner bei der normalen Entwicklung des Individuums jederzeit viele Veränderungen gleichzeitig stattfinden, so können wir aus den Beobachtungen dieser Veränderungen bloß schließen, dass die ‚Gesammtheit‘ der früheren Veränderungen die ‚Ursache‘ der Gesammtheit der ihr folgenden Veränderungen ist oder sein kann; wir sind aber nicht im Stande zu schließen, von ‚welcher‘ der früheren Veränderungen ‚jede einzelne‘ der späteren Veränderungen abhängig ist (2, pag. 11).

»Die aus vergleichenden Beobachtungen der normalen ontogenetischen und phylogenetischen Gestaltungen geschöpften kausalen Ableitungen gewähren nie ‚volle‘ Sicherheit, weil der beobachtete Zusammenhang von Erscheinungen kein ‚direkter‘ zu sein braucht, sondern auf den Wirkungen dritter, noch unbekannter Komponenten beruhen kann. Denn die organischen Vorgänge der typischen s. normalen Entwicklung der Organismen sind so unübersehbar mannigfach und räthselvoll, dass wir, zumal *jetzt am Anfange exakter ursächlicher Forschungen*, nie mit Sicherheit das Vorhandensein solcher gemeinsamer

dritter und weiterer Komponenten verneinen können; um so weniger, als stets nur ein kleiner Theil des sekundären oder tertiären Geschehens in den Bereich unserer Beobachtungsfähigkeit fällt, während alles *primäre Geschehen der organischen Gestaltung unserer Wahrnehmung entzogen ist. Durch vergleichende Beobachtung des normalen Geschehens können daher Wirkungsweisen wohl ‚ermittelt‘, aber nicht ‚bewiesen‘ werden.* (Unter ›ermittelt‹ ist hier, wie aus der Gegenüberstellung ›bewiesen‹ hervorgeht, bloß gemeint: ›als vielleicht betheiligt erkannt‹; HERTWIG ist es nicht gelungen, dies zu verstehen, sondern er hat beide Ausdrücke als identisch aufgefasst.)

›Dies müssen wir uns stets gegenwärtig halten; wir dürfen bloß aus Beobachtungen des typischen, normalen Geschehens erschlossene Wirkungen nie für vollkommen gesichert halten, sondern müssen uns bestreben, noch direkte Beweise für sie zu erbringen. (2, pag. 12; siehe auch oben pag. 225).

›*Sicherheit über ursächliche Ableitung vermag allein das Experiment zu geben, sei es das ‚künstliche Experiment‘ oder das ‚Naturexperiment‘ als Variation, Missbildung oder anderes pathologisches Geschehen; solche Sicherheit ist aber auch hierbei noch nur unter Berücksichtigung mannigfacher, oft schwierig einzuhaltender Vorsichtsmaßregeln zu gewinnen (2, pag. 13).*

›In dem Experiment wird oder ist besten Falles bloß ‚eine‘, und zwar eine uns bekannte Komponente verändert; und wir erkennen an den Folgen dieser Änderung diejenigen Erscheinungen, die mit dieser Komponente in Zusammenhang stehen.

›Erfahrungsgemäß liegt aber die Sache nicht so einfach; sondern wir haben bei organischen Objekten auch nach dem künstlichen, analytischen Experiment *oft die größten Schwierigkeiten, die Folgen auf die richtigen Ursachen zurückzuführen*; wir müssen zunächst das betreffende Experiment oft wiederholen, um konstante Resultate zu erzielen, und es dann noch ›mannigfach modifizieren‹, um die richtigen Ursachen ermitteln zu können. Dies rührt wieder daher, dass auch hier noch die Verhältnisse so komplicirt liegen, dass *wir die primär alterirten Komponenten selbst beim künstlichen Eingriff oft nicht genügend kennen*, weil, wenn wir bloß eine einzige Komponente geändert zu haben glauben, durch zufällige äußere oder innere Umstände oder durch unbeabsichtigte Nebenwirkungen unseres eigenen Eingriffes deren mehrere alterirt worden sind. Aber nur wenn wir die sichere Überzeugung haben

dürfen, dass wirklich keine andere als die von uns berücksichtigte eine Komponente geändert worden ist, können wir schon aus einem einzigen (NB. oft wiederholten) Experiment einen sicheren causalen Schluss ableiten« (2, pag. 14).

»Diese Überzeugung resp. Einsicht werden wir aber nur sehr selten bei Experimenten an Organismen haben. Die Folge davon ist, dass so häufig, wenn wir glaubten, unter ganz gleichen Umständen und in gleicher Weise wie früher experimentirt zu haben, gleichwohl verschiedene Resultate sich ergaben. So lange wir nicht wenigstens bei vielfachen Wiederholungen desselben Experiments dasselbe Resultat erhalten, dürfen wir also überhaupt keinen Schluss ziehen. Und jetzt, beim *Anfang unserer Forschungen*, wo wir noch keinen Überblick über die vorkommenden ‚Wirkungsweisen‘ haben, wird es oft unentbehrlich sein, dieselbe Frage auf mehrere, möglichst verschiedene Weisen experimentell in Angriff zu nehmen; und erst, wenn diese verschiedenen Experimente auf denselben ursächlichen Zusammenhang hinweisen, dürfen wir als erwiesen annehmen, dass dieser der richtige ist. (Genaueres siehe oben pag. 231.)

»Mit Hilfe solcher Experimente vermögen wir einmal die durch ‚vergleichende‘ Beobachtungen der ‚normalen‘ Gestaltungen NB. vermuthungsweise) ermittelten Beziehungen zu prüfen, wie andererseits auf viele neu aufgestellte Fragen uns Antwort zu verschaffen, Antwort zu erzwingen.«

Über den gewöhnlichen Gang unserer causalen Untersuchungen wird dann ausgeführt (2, pag. 15):

»Ehe wir die ursächlichen Wirkungsweisen ihren Eigenschaften nach bestimmen können, müssen wir zunächst feststellen, zwischen welchen Theilen überhaupt gestaltende Wirkungen stattfinden; das heißt, wir müssen die ‚Örtlichkeit‘ der gestaltenden Wirkungen feststellen (2, pag. 15).

»Nach oder schon gleichzeitig mit der wirklichen Ermittlung solcher ‚örtlicher‘ Verhältnisse der gestaltenden Ursachen werden wir uns zu bestreben haben, Momente aufzusuchen, welche die ‚Größe‘ und ‚Richtung‘ der gestaltenden Vorgänge bestimmen; gleichzeitig oder schon vorher kann weiterhin die ‚Zeit‘ der Normirung mancher dieser Gestaltungen ermittelt werden; denn es ist nicht nöthig, dass diese Gestaltverhältnisse erst mit dem sichtbaren Auftreten der betreffenden Gestaltungen selber bestimmt werden.

»Im Gegentheil, bei vollkommen normalem, d. h. vollkommen

typischem Verlaufe der individuellen Entwicklung müssten, alle typischen Gestaltungen spätestens bereits im befruchteten Ei, sei es implicite in ihren anfänglichsten Komponenten oder schon explicite in bereits sichtbaren Gestaltungen, irgendwie bestimmt sein. Doch ist anzunehmen, dass es (vielleicht) vollkommen typische Entwicklung überhaupt nicht giebt (s. 1, Bd. II. pag. 980), sondern dass im Laufe jeder individuellen Entwicklung kleinere oder größere Störungen vorkommen, welche durch Aktivierung von Regulationsmechanismen ausgeglichen werden. Es wäre also genau genommen in zeitlicher Hinsicht nur zu ermitteln, innerhalb welcher früheren Entwicklungsphasen später sichtbar werdende Gestaltungen auch durch sonstige störende Einwirkungen nicht mehr variirt werden können; und in formaler Hinsicht: von welchen früheren, sichtbaren oder unsichtbaren Gestaltungen jede betrachtete spätere Gestaltung bestimmt wird, so wie z. B. normaler Weise die Medianebene des Embryos durch die erste Furche und diese durch die Kopulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns bestimmt wird (2, pag. 18).

»Später werden wir dann den ursächlichen Wirkungsweisen selber näher zu treten suchen, indem wir uns bestreben, ihre Qualität zu ermitteln und die allgemeineren Wirkungsweisen nachzuweisen, von deren Kombination diese Wirkung selber nur ein Fall ist.

»Das analytische Experiment giebt uns zu alle dem reichliche Gelegenheit. Durch Isolation, Verlagerung, Zerstörung, Schwächung, Reizung, falsche Verbindung, passive Deformation, Änderung der Ernährung und der Funktionsgröße von Theilen des Eies, Embryos oder weiter ausgebildeten Individuums, sowie durch besondere Einwirkung von Agentien, wie Licht, Wärme, Elektrizität und chemischen Verbindungen oder Elementen auf Organismen und andererseits durch Entziehung gewohnter Einwirkungen wird es uns möglich sein, vielerlei gestaltende Wirkungen der Theile der Organismen auf einander kennen zu lernen. So werden wir z. B. durch Durchschneidung und vertauschte Vernähung der Ansatzsehnen des M. biceps und triceps brachii bei sehr jugendlichen Thieren den möglichen Einfluss der Muskeln auf die Gestaltungsverhältnisse der Gelenkenden und der Gelenkkapsel, durch quere keilförmige Excision aus langen Knochen kombinirt mit Krappfütterung die Vorgänge der funktionellen Anpassung der Knochenstruktur und damit die Art ihrer nächsten Vermittelung kennen lernen (2, pag. 19).

•Durch solche künstlichen Eingriffe werden wir zunächst das Bestehen von ‚abhängigen Differenzirungen‘, also von differenzirenden Wechselwirkungen vieler Theile feststellen können, welche genügend weit von einander entfernt sind, um sie mit unseren groben Hilfsmitteln von einander isoliren zu können, ohne durch die schädigende Nähe der Verletzungsstelle ihre Lebensfähigkeit aufzuheben.

•Schon jetzt aber weisen manche Ergebnisse darauf hin, dass bei normalem Entwicklungsverlauf die ‚spezifischen‘ Ursachen vieler Differenzirungen ganz oder fast ganz in den veränderten Theilen, selbst schon in sehr kleinen Theilen liegen; so dass also selbständige Differenzirungsbezirke in früher Zeit eine oder wenige Zellen umfassen können. So eng lokalisierte Differenzirungsvorgänge bieten der Erforschung viel größere Schwierigkeiten dar; und da auch die gestaltenden Grundvorgänge: die Assimilation, das Wachsthum, die Selbstbewegung und die qualitativen Differenzirungen der Zellen ganz oder doch zunächst im Bereiche des unsichtbar Kleinen sich vollziehen, so werden wir zur Aufhellung dieser Gestaltungsvorgänge in gleicher oder noch weiter gehender Weise von der Hypothese ausgedehnten Gebrauch machen müssen, wie die Physik und Chemie es bezüglich der Grundvorgänge der ihr zugehörigen Wirkungen zu thun genöthigt sind. Dabei werden auch wir gleich den Forschern dieser Gebiete diejenigen Annahmen, welche die meisten Thatsachen erklären und neue Thatsachen mit Erfolg voraussagen gestatten, als die der Wahrheit am nächsten kommenden betrachten; und *ceteris paribus* werden wir dabei auch der scheinbar ‚einfacheren‘ Erklärung zunächst den Vorzug geben, ohne indess vergessen zu dürfen, dass wir uns in dieser Hinsicht aus den oben angegebenen Gründen leicht wesentlich irren können (2, pag. 19).

•Das Experiment an Lebewesen hat aber eine besondere, Gefahren einschließende Eigenschaft dadurch, dass es in manchen Fällen, wie bei Defekten und gewissen Störungen der Anordnung von Theilen gegen einander, Verhältnisse setzt, in denen der Organismus nicht mit den gestaltenden Mechanismen der typischen oder normalen Entwicklung, sondern mit den Regulations- und Regenerationsmechanismen der atypischen s. regulatorischen Entwicklung, z. B. der Regeneration, reagirt (s. 1, Bd. II. pag. 811).

•Die atypische Entwicklung vollzieht sich in hohem Maße unter regulirenden Wechselwirkungen vieler oder, wie wohl

bei größeren Defekten und Störungen niederer Thiere, sogar zeitweilig aller Theile des Organismus. Sie unterscheidet sich dadurch wesentlich von der normalen s. typischen Entwicklung des befruchteten Eies, welche beim Ausbleiben jeder Störung (oder auch nach Störungen noch eine geringe Zeit lang) stattfindet und vielfach unter hochgradiger Selbstdifferenzirung umgrenzter Bezirke sich vollzieht (wobei aber natürlich die Veränderung innerhalb dieser Bezirke auf Wechselwirkung der Theile derselben beruht) (2, pag. 20).

»Die Wirkungsweisen jeder dieser beiden Entwicklungsarten müssen erforscht werden.

»In der Aktivirung der Mechanismen der atypischen s. regulatorischen Entwicklung liegt aber eines der größten Hindernisse für die Erforschung der Gestaltungsweisen der normalen s. typischen Entwicklung.

»Bei denjenigen ‚niederen‘ Organismen, bei welchen die Regeneration nach einem Defekt oder nach einer Störung der Anordnung der Theile ‚rasch‘ einsetzt, ist daher der Werth des Experiments für die Erforschung der ‚normalen‘ Entwicklungsweisen sehr verringert. Dagegen ist es ein großer Vorzug der ‚höheren‘ Organismen, dass bei ihnen diese Regulationsmechanismen, besonders auf späterer Entwicklungsstufe, viel geringer an Leistungsfähigkeit und zum Theil auch schwerer, d. h. erst später nach der störenden Einwirkung aktivirbar sind, als bei den niederen Thieren.« Diese geringere Leistung der regulatorischen Entwicklung bei Menschen und Säugethieren wird durch das Vorkommen von großen Defektbildungen an ganz oder fast ganz reifen Früchten bewiesen, z. B. durch das Vorkommen eines fast ganz reifen, aber nur die vordere Hälfte eines Kalbes darstellenden Fötus (*Hemitherium anterius*, s. 1, Bd. II. pag. 446, 828); beim Menschen durch die Geburt von Kindern mit fehlenden Extremitäten, ja mit fast fehlendem Rumpf bei leidlich normal entwickeltem Kopf oder umgekehrt mit Fehlen des Kopfes, während schon bei Amphibien und abwärts davon in Folge der raschen Regeneration und Postgeneration solche Defektbildungen nicht als entwickelte Missbildungen vorkommen.

»Dieser günstige Umstand gestattet, gerade bei den uns am nächsten stehenden Organismengruppen der Säugethiere die Vorgänge der ‚normalen‘ Entwicklung mit Hilfe des ‚Experiments‘ eingehend zu studiren.«

»Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass die causale Erforschung

der Organismen eine der schwierigsten, wenn nicht die schwierigste Aufgabe ist, an die der Menscheng Geist sich gewagt hat; und dass sie, wie jede causale Wissenschaft, nie das Stadium der Vollendung erreichen wird, da jede Ermittlung einer Ursache neue Fragen nach den Ursachen dieser Ursache gebiert.

»Da viele Aufgaben der Entwicklungsmechanik für die experimentelle Forschung fast oder ganz unlösbar sein werden, so ist es nöthig, dass die Entwicklungsmechanik alle Arten und Wege der causalen Erforschung der Organismen und ihre Ergebnisse für ihre Zwecke zu verwenden suche, so weit dies irgend möglich ist, also keine biologische Disciplin dünkelfhaft zurückweise, und dass sie außerdem fast noch mehr als die Ermittlung ‚einfacher Komponenten‘ die Zerlegung der Gestaltungsvorgänge in beständige ‚komplexe Komponenten‘ pflege.«
 HERTWIG sucht, unter Verschweigung der vorstehenden und ähnlicher Stellen sowie durch tendenziöse Auslese aus meinen Schriften darzutun, dass ich alle anderen biologischen Disciplinen als inferior und für die »hohe neue Wissenschaft« als unbrauchbar beurtheilt hätte.)

Die Leser der Einwendungen HERTWIG's werden aus den vorstehenden Citaten ersehen haben, dass die von ihm erhobenen Bedenken, welche die Schwierigkeiten und Gefahren des biologischen Experiments betreffen, vorher schon von mir erkannt und bereits mehr ins Einzelne gehend erörtert und gewürdigt worden sind, als von ihm, und dass dieser Autor, wie schon bei anderer Gelegenheit, es nicht für angemessen gefunden hat, sich auf meine Ausführungen zu beziehen; meine Leser wissen, dass von mir auch ein gutes Mittel gegen diese Fehlerquellen angegeben worden ist, welches HERTWIG aber für gut befunden hat zu verschweigen, um statt seiner etwas ganz Falsches zu berichten (s. oben pag. 232 Anm.).

Übrigens müssen HERTWIG die Schwierigkeiten erheblich geringer erscheinen als mir, weil es nach seiner Meinung die zwei von mir unterschiedenen und charakterisirten Arten der Entwicklung: die typische und atypische, gar nicht giebt, sondern weil nach ihm nur eine Art der Entwicklung existirt. Aber gerade die zwei verschiedenen Entwicklungsarten sind es, welche uns die Schlüsse vom Experiment auf das normale Geschehen erschweren. Zum Glück sind aber, wie erwähnt wurde, bei den höheren Thieren die Leistungen der atypischen Entwicklung sehr gering, wesshalb den an diesen, z. B. schon den am Frosche angestellten Experimenten in mancher Hinsicht der Vorzug vor den an niederen Thieren (Seeigeln) angestellten

Versuchen zu geben ist; eine Sachlage, die noch jetzt von vielen Autoren nicht genügend gewürdigt wird.

An HERTWIG und einige andere Forscher waren dann die folgenden Worte gerichtet (2, pag. 23):

»Die am wenigsten fruchtbare Art, Entwicklungsmechanik zu treiben, ist es aber wohl, jetzt am Anfange exakter bezüglichlicher Forschungen auf Grund des geringen Thatsachenmaterials sich bereits in ausgedehnten und zahlreichen Abhandlungen über die Leistungen unseres Erkenntnisvermögens auf diesem Gebiete sowie über den Antheil entgegengesetzter Gestaltungsprincipien (Evolution, Epigenesis) an den Entwicklungsvorgängen zu ergehen.

»Wohl war es zum Eindringen in die vorliegenden Probleme nöthig, die alten Gegensätze der Evolution und Epigenesis in vertiefter Weise zu begründen und sie aufs Neue aufzustellen (s. 1, Bd. II. pag. 5), aber nicht behufs endloser theoretischer Erörterungen, sondern um als Unterlage für exakte Forschungen zu dienen. Immerhin ist es noch als nützlich zu bezeichnen, dass danach versucht worden ist, für jede der möglichen Auffassungen das zu ihrer Stütze geeignete Thatsachenmaterial zusammenzustellen. Fortgesetzte Diskussionen aber, sowie die vorzeitige Abgabe und Vertretung abschließender, einseitiger Urtheile über diese noch unbekannten Verhältnisse können die junge causale Richtung nur in ihrem Ansehen schädigen und ziehen außerdem die ohnehin noch spärlichen, ihr sich widmenden Kräfte von fruchtbarer Thätigkeit ab.

»Die bisherigen Richtungen der Biologie: die beschreibende Zoologie, Anatomie und Embryologie sowie die Physiologie stellen die unerlässlichen Vorbedingungen der Entwicklungsmechanik dar; denn sie lehren uns die Thatsachen an Formen und Vorgängen, deren ursächliche Erklärung die Aufgabe der letzteren ist.

»Auf Grund der ‚Formvergleichung‘ produciren aber Anatomie und Embryologie auch causale Erkenntnis, welche so weit geht, als die Vergleichung das Experiment zu ersetzen vermag.

»Es sind oben die logischen Gründe dargelegt worden, aus denen sich ergibt, dass dieser Ersatz kein vollkommener sein kann. Immerhin ermitteln sowohl die vergleichende Anatomie, wie die vergleichende Embryologie viele gestaltende Beziehungen unter den Theilen der Organismen, welchen, sofern sie auf genügend mannigfachem Beobachtungsmaterial beruhen, zur vollen Gewissheit nur noch der

direkte Beweis durch das künstliche oder natürliche Experiment fehlt. *So weit diese Disciplinen ursächliche Erkenntnis zu Tage fördern, so weit sind sie selber Entwicklungsmechanik; und da sie dies in ausgiebigem Maße thun und gethan haben, so stellen sie nur historisch von letzterer gesonderte Disciplinen dar* (2, pag. 24).

Die Entwicklungsmechanik wird als die Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen dereinst die gemeinsame Grundlage aller anderen biologischen Disciplinen abgeben und, in steter Symbiose mit ihnen, einen hervorragenden Antheil an der Lösung der Probleme des Lebens nehmen (2, pag. 38).

IIb. Besprechung der Einwendungen O. HERTWIG's und eines Bedenkens O. BÜTSCHLI's gegen diese Methodik.

Da wir im ersten Abschnitt gesehen haben, dass HERTWIG das Wesentliche, das Neue unseres Programms gar nicht erkannt hat, weil es auf einer Denkweise beruht, die heterogen von der seinigen ist, so erscheint es selbstverständlich, dass wir nach seiner Auffassung auch keiner besonderen Methodik benöthigen. Er beabsichtigt nun außerdem noch darzulegen, dass wir auch keine besondere Methodik haben, was die Leser der vorstehenden Rekapitulation wohl etwas überraschen wird. Seine Auffassung erklärt sich einfach dadurch, dass er auch in dieser Hinsicht wieder das Wesentliche unserer Ansichten, als seinem Denken heterogen, gar nicht appercipirt hat. Er schreibt zwar in den wörtlichen Citaten das Wort analytisches causales Experiment mit ab, geht aber an keiner Stelle auf dieses wesentliche Moment mit einer Silbe ein. Wie sollte auch Jemand, für den es keine gestaltend wirkenden Kräfte und Kräftekombinationen giebt (s. oben pag. 58), und für welchen diese Combinationen daher auch nicht in die einfachen, elementaren gestaltenden Kräfte zerlegbar sind, die Gestaltungen selber denkend causal analysiren und die so gewonnenen Hypothesen durch analytische Experimente prüfen können?

Die Methodik der Entwicklungsmechanik besteht nach dem in extenso Berichteten kurz bezeichnet: erstens in der Zusammenfassung aller causale Erkenntnis und der die nöthigen Vorkenntnisse gewährenden biologischen Disciplinen: der deskriptiven Anatomie und Entwicklungsgeschichte, der Zoologie, der vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte, ferner mancher Theile der Physiologie, besonders aber der Pathologie, Chirurgie, Orthopädie etc., und zweitens in der konsequenten Anwendung einer

besonderen Art des Experiments auf die Probleme der Ursachen der normalen Gestaltungen der Organismen: des causal-analytischen morphologischen Experiments.

Leider steht die Gesamtheit dieser Kenntnisse und Leistungen nirgend in Personalunion; und es kann daher nur durch das Zusammenwirken vieler Autoren diese nöthige Gesamtheit, diese Zusammenfassung producirt werden; und es ist ein wenn auch bis jetzt in Folge Mangels an Referenten noch nicht erreichter Hauptzweck des Archivs für Entwicklungsmechanik, durch Referate auch eine lokale Vereinigung alles Dessen, was diesen so verschiedenen Gebieten zu entlehnen ist, abzugeben.

HERTWIG citirt zunächst als Motto unsere Bemerkung:

»Die Universalmethode des causalen Anatomen wird ebenso wenig die Anwendung des Messers wie des Farbstoffes oder des Maßes, sondern einzig die Geistesanatomie, das analytische, causale Denken sein.«

Er kritisirt diese Äußerung durch die Bemerkung:

»Was dieser sonderbare Ausdruck ‚Geistesanatomie‘ bedeuten soll, entzieht sich unserem Verständnis; denn wie soll eine Zergliederung des Geistes eine Methode sein, um unsere Erkenntnis der Ursachen des organischen Entwicklungsprocesses zu fördern?«

Der Genitivus auctoris ist HERTWIG also nicht bekannt. Nach dieser Interpretation würde der gleich danach von ihm selber gebrauchte Ausdruck: »Messeranatomien« somit Anatomen bezeichnen, die das Messer zerlegen; also die Messer- und Scherenschleifer¹⁾.

Volksstimme bedeutet also nach HERTWIG nicht die Stimme, welche vom Volke ausgeht, sondern eine Stimme, welche zum Volke spricht, Zellwachsthum bedeutet, dass die Zelle passiv vergrößert wird, statt dass sie diese Thätigkeit selber ausübt, Zellwanderung, dass die Zelle durch etwas Anderes fortbewegt wird.

HERTWIG erklärt dann pag. 65 nur für die Erforschung der anorganischen Natur das Experiment für »nöthig«, weil diese sich, wie er meint, so wenig verändert, indem sie verhältnismäßig unveränderlich ist, und weil die Dinge nur, so weit sie sich verändern, Gegenstand causal-er Erkenntnis sein können.

Anders ist dies bei der organischen Natur. Da diese sich fortwährend verändert, so ist es nach ihm nicht nöthig, die Ver-

¹⁾ Solcher Deutungen meiner Worte bringt HERTWIG mehrere; wir begnügen uns mit der Reproduktion dieser einen Probe, da wir glauben, dass er den guten Geschmack des biologischen Publikums zu gering beurtheilt.

änderungen zum Zweck causaler Untersuchung erst künstlich hervorzurufen. Er sagt wörtlich (pag. 66):

»Im Organismenreich ist es gar nicht nothwendig, erst einen spröden Stoff durch das Experiment gewaltsam zu ‚Veränderungen‘ zu zwingen: man braucht ‚nur‘ die Veränderungen, die der Lebensprocess selbst am Körper von Pflanzen und Thieren fortwährend hervorruft, zu ‚beobachten‘ und ‚in ihren ursächlichen Zusammenhängen zu begreifen‘. Daher ‚kann‘ die Biologie in ausgedehnterem Maße eine ‚nur unmittelbar beobachtende‘ Wissenschaft sein. Auch ohne Experiment fehlt es ihr nie an würdigen Gegenständen zur Erforschung.«

Seine Auffassung wird noch deutlicher durch die diesem Passus folgende Äußerung (pag. 67):

»Im Entwicklungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher ihre Geheimnisse ‚offen‘ vor, bietet ihm eine Quelle unermesslicher Erkenntnis, die nicht erst durch das Experiment erschlossen zu werden braucht.«

Darüber sind wir nun freilich der entgegengesetzten Ansicht: Wir sagen:

Im sichtbaren Entwicklungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher nur die Resultate ihrer verborgensten geheimnisvollsten Vorgänge vor, deren Erkenntnis zum größten Theil nur durch das künstliche Experiment in Kombination mit dem Naturexperiment erschlossen werden kann.

HERTWIG meint weiterhin (pag. 68): »Man vergesse nicht, dass das Experiment nur ein Hilfsmittel der Beobachtung bildet und keineswegs den zahlreichen anderen Hilfsmitteln überlegen ist, mit denen der Naturforscher zählend, wägend und messend, vergrößernd und zerlegend in die Erscheinungswelt tiefer einzudringen sucht.«

Meine Leser wissen, dass ich für das Allgemeine der Forschung diesem Satze zustimme, dass aber für exakte causale Erkenntnis ich dem Experiment den Vorzug vor allen anderen Hilfsmitteln zuerkenne, ohne letztere desshalb für entbehrlich zu halten; freilich gebührt dieser Vorzug nur einer besonderen Art des Experiments, welche HERTWIG in ihrer Besonderheit ganz entgangen ist: dem analytischen causalen Experiment.

Übrigens ist es selbstverständlich, dass ein Autor, der sich mit der Erforschung bloß der allgemeinsten unbestimmtesten Causalzusammenhänge zufrieden giebt, des Experiments nur in viel geringerem

Umfange benöthigt, als derjenige, welcher, wie wir, die speciellen Ursachen des einzelnen Geschehens etc. ermitteln möchte. Bei seinen geringen causalen Ansprüchen braucht HERTWIG in der That das Experiment nicht als die causale Forschungsmethode *κατ' ἐξοχήν* aufzufassen.

Übrigens erkennt der Autor an, dass manches biologische Geschehen durch das Experiment erforscht werden könne; indess beschränkt er dieses Anerkenntnis durch die Ansicht (pag. 74): »Experimentelle Eingriffe in den Entwicklungsgang liefern im Großen und Ganzen nur Material zur Pathologie der Entwicklung; sie tragen so namentlich zur Erklärung der durch natürliche Zufälligkeiten erzeugten Missbildungen bei. Dagegen müssen wir entschieden in Abrede stellen, dass das Experiment das erfolgreichste Mittel für eine causale Erklärung des normalen Entwicklungsprocesses sein soll.«

(Pag. 77.) »Die ‚normale‘ Entwicklung will durch sich selbst erklärt werden und nicht durch Artefacte und Monstrositäten. Wenn daher das Studium der normalen Entwicklung zu anderen Ergebnissen führt, als das Studium der Missbildungen, so liegt die größere Beweiskraft auf der Seite des ersteren.«

(Pag. 78.) »Warum aber die Thatsache, welche das von Menschen künstlich oval geformte Ei lehrt, lehrreicher sein und einen beweiskräftigeren Schluss gestatten soll, als die Thatsachen, welche die Natur uns lehrt, indem sie den Eiern verschiedener Thierarten ungleiche Formen und manchen auch eine ovale Form gab, kann ich nicht einsehen. Mir ist die Natur ein wenigstens ebenso zuverlässiger Lehrmeister als der experimentirende Anatom. Ich möchte sogar dem Verfahren der Natur, welches uns in den verschiedenen, sich gegenseitig ergänzenden Naturobjekten und ihren Veränderungen entgegentritt, weil es stets absolut gleichartig ausfällt (? Ref.) und die strengste Gesetzmäßigkeit zeigt, einen höheren Werth als den menschlichen Experimenten beilegen, deren Ergebnisse immer geringe Variationen darbieten.«

Da wir diese Frage früher schon wiederholt behandelt und die Gründe unserer Auffassung ausführlich dargelegt haben, bitte ich die Leser die bezüglichen Stellen auf den vorstehenden pagg. 225, 229, 234, besonders 237 nochmals nachzulesen.

(Pag. 80.) »Es giebt gewiss viele Fragen, denen man nur mit Hilfe des Experiments auch in der Biologie näher treten kann; diesen aber einen höheren Erkenntniswerth beizumessen,

als Fragen, auf welche uns schon ‚die Beobachtung der (seil. normal gestaltenden, Ref.) Natur‘ mit anderen Methoden Auskunft giebt, liegt kein logischer Grund vor. Die Art des Hilfsmittels, mit welchem eine Entdeckung gemacht wird, entscheidet nicht über ihren größeren oder geringeren Erkenntniswerth.

Sofern die ›Entdeckung‹ wirklich sicher gemacht ist, trifft Letzteres zu. Nur giebt es eben sehr viele Fragen, und sie bilden gerade die Mehrzahl der uns angehenden, auf welche die ›Beobachtung der Natur‹, das soll heißen des normalen Bildungsgeschehens, eben keine bestimmte sichere Auskunft giebt, während wir doch eine solche wünschen und sie auch in einer bis jetzt noch gar nicht zu übersehenden Zahl von Fällen mit Hilfe des analytischen Experiments erzwingen können. Es ist kein Hinderungsgrund, dass dazu oft eine ganze Reihe ›verschiedenartiger‹ Versuche nöthig sein wird.

Der Autor führt ferner aus, dass man bei der Untersuchung eines Gegenstandes, z. B. einer Fabrik, mit dem Experiment allein nichts ausrichten kann, dass zuerst möglichst genaue Kenntniss des Baues nöthig ist etc.: Es sind dies bereits von anderen Autoren wie von mir geäußerte Selbstverständlichkeiten, die aber hier als gegen mich gerichtete Neuheiten vorgetragen werden.

Ebenso erwähnt HERTWIG die oben von mir rekapitulirten sowie lange vor mir schon von verschiedenen Autoren betonten besonderen Schwierigkeiten der Deutung des biologischen Experiments.

Ihm eigen ist dagegen erstens, dass er aus diesen Schwierigkeiten keinen Ausweg findet und desshalb dem Experiment den größten Theil seines Werthes abspricht, und zweitens der Satz, dass man aus dem Experiment am Organismus keine Schlüsse auf das ›normale‹ Bildungsgeschehen ziehen, sondern aus ihnen nur das Entstehen von Missbildungen erklären könne.

O. SCHULTZE hat schon lange vor HERTWIG diesen letzteren Einwand erhoben; und meine oben (pag. 231) reproducirte Darlegung von der Nothwendigkeit der Anwendung mehrfacher verschiedenartiger Versuche zur Erforschung desselben Vorganges bezog sich auf die Ausführungen dieses Autors; derselbe hat den gleichen Einwand auch neuerdings noch auf dem Anatomenkongress zu Berlin vertreten (Verhandlgn. 1896. pag. 126).

In anderer Form hat ein ähnliches Bedenken O. BÜTSCHLI (3) geäußert, indem er sagte:

»Ob zwar gerade das Streben der Entwicklungsmechanik, den Entwicklungsgang durch Einführung neuer Reize zu beeinflussen, das gewünschte Resultat herbeiführen wird, scheint mir etwas zweifelhaft, indem hierdurch eine noch größere Komplikation geschaffen wird, aus der erfolgreiche Schlüsse doch meist nur dann gezogen werden könnten, wenn die Mechanik des normalen Entwicklungsganges in den Grundzügen bekannt wäre. Letztere daher möglichst aufzuklären, erschiene mir das vor Allem erstrebenswerthe Ziel.«

Dagegen möchten wir daran erinnern, dass unsere Experimente nicht immer in Einführung neuer Reize bestehen, und dass durch das Experiment am Lebenden auch nicht immer eine noch größere Komplikation geschaffen wird; so bei Elimination von einem oder mehreren Faktoren (z. B. Tödtung einer Furchungszelle), sofern dadurch nicht regulatorische Wirkungen ausgelöst werden.

Aber auch wenn wir durch das Experiment am Lebenden immer nur erst noch größere Komplikationen schaffen würden, so könnten wir desselben doch auch schon von vorn herein nicht entbehren, um »die Mechanik des normalen Entwicklungsganges in den Grundzügen zu ermitteln«. Um uns diesem, wie BÜTSCHLI zutreffend sagt: vor Allem erstrebenswerthen Ziele zu nähern, bedarf es nach unserer Meinung eben durchaus der Experimente am lebenden Organismus.

Denn der andere, von BÜTSCHLI selber u. A. eingeschlagene experimentelle Weg: der künstlichen Nachahmung organischer Vorgänge und Gestalten mit anorganischem Materiale, ist, wie ich gelegentlich einiger eigenen solchen Versuche (1, Bd. II. pag. 35 und 10, pag. 40) dargethan habe, für sich allein, also ohne die Ergänzung durch das Experiment am lebenden Organismus, zu causalen Ableitungen organischer Gestaltungen im Allgemeinen wenig sicher und erscheint mehr nur von heuristischem Werthe; ganz abgesehen davon, dass dieser Weg überhaupt nur auf sehr beschränktem Gebiete zu Erfolgen führt. Es ist mir nicht bekannt, ob BÜTSCHLI sich bei seinen Worten diesen Weg als Ersatz des Experiments am Lebenden gedacht hat; ich vermute es nur, einerseits weil wir gerade ihm auf diesem Wege eine Anzahl sehr wichtiger und die Anwendung auf das organische Geschehen (auf die Protoplasmabewegung und -Gestaltung) in der That sehr nahegelegender Ergebnisse (12) verdanken; und andererseits, weil er selber früher (s. oben pag. 78) das Unzureichende der allein durch Vergleichung des Normalen gewonnenen ursächlichen Erkenntnis

derart betont hat, dass bei Ausschließung auch des Experiments am Lebenden kein anderer Weg causaler Forschung verbleibt.

Wissen wir auch nicht, ob BÜTSCHLI seinen Ausspruch also gemeint hat, so stellt doch diese Art des Experimentes trotz des ihr anhaftenden Mangels ein wichtiges Hilfsmittel der causalen Erforschung der Organismen dar. Wir haben daher die mögliche Verwerthung derselben hier mit zu erörtern.

IIc. Über die Verwendung des »anorganischen« Experiments zu Schlüssen auf die Ursachen »organischer« Gestaltungen.

Die bereits von M. TRAUBE (13) im Jahre 1867 mit Glück zur Herstellung seiner angeblichen »künstlichen Zelle« angewandte Art des Versuches ist im letzten Decennium aufs Neue und mit Ausdauer und entsprechend weitgehendem Erfolge in Verwendung gezogen worden, um Aufklärung über die Ursachen einfacherer allgemeinerer organischer Gestaltungsvorgänge zu gewinnen. Diese Methode besteht in der künstlichen Hervorbringung von den organischen möglichst ähnlichen Gestaltungen durch rein anorganische Wirkungen. Mit anderen Worten ist es der Versuch, den organischen möglichst ähnliche Gestaltungen und Vorgänge durch anorganische Kräfte sich selber bilden zu lassen (s. 10, pag. 72). Wir erinnern an die schönen Experimente von G. BERTHOLD (14), O. BÜTSCHLI, G. QUINCKE (15) über dem Protoplasma ähnliche Struktur an Massen, die sogar mit den Protoplasma-bewegungen sehr ähnliche Bewegungen zeigen; ferner an meine Selbstkopulation von Tropfen (1, Bd. II. pag. 34), an M. HEIDENHAIN's Modell der Zelltheilung (16), an RHUMBLER's bezügliche Versuche (17), ferner an meine künstliche Bildung der verschiedenen Furchungsschemata aus Öltropfen (10) u. A.

Der Vorzug dieser Versuche besteht darin, dass wir die gestaltenden Kräfte hierbei von der Physik und Chemie her kennen, oder sie doch relativ leicht ermitteln können; der Nachtheil aber ist der, dass es selbst bei sehr vollkommener Übereinstimmung der anorganischen mit den organischen Gestaltungen doch überaus schwer ist, von den Ursachen des anorganischen Geschehens mit Sicherheit auf diejenigen des organischen Geschehens zu schließen. Ich sagte daher in dieser Hinsicht, nachdem ich in einer Specialuntersuchung eine auffallende Übereinstimmung zwischen der Anordnung und Gestaltung concentrisch zusammengepresster Öltropfen mit den typischen oder als Variationen auftretenden Anordnungen und Gestaltungen von Furchungszellen der Eier des Frosches und

vieler anderer Thiere erwiesen hatte (10, pag. 40): Es liegt uns nun ob, zu ermitteln, wie weit diese Übereinstimmung der Gestaltungen auf einer Übereinstimmung der Ursachen beruht.

Da über solche Schlüsse wiederholt Unklarheit zu Tage getreten war, so wurde der hier im Speciellen vorliegenden und durch besondere Experimente am lebenden Objekt zum Theil gelösten Aufgabe eine allgemeiner gehaltene Einleitung vorausgeschickt, die hier noch Platz finden möge (10, pag. 40—42).

»Es muss unser Bestreben sein, das organische Geschehen nicht bloß auf denkbare, möglich erscheinende oder wahrscheinliche, auch nicht nur auf einfachste Ursachen, sondern auf seine wirklichen Ursachen zurückzuführen.

»Daher ist es nach der Erkenntnis einer ‚möglicherweise‘ theiligten Komponente, nach dem Nachweise, dass sie solche gestaltenden Wirkungen, wie sie in dem untersuchten organischen Geschehen vorliegen, hervorzubringen vermag, stets unsere zweite, meist schwierigere, aber auch weit wichtigere Aufgabe, zu ermitteln, ob diese Ursache in den von uns studirten organischen Gestaltungsvorgängen auch die thatsächlich ‚wirksame‘ ist.

»Ohne diesen Nachweis haben unsere Ableitungen bloß den Werth von Vermuthungen. Wenn wir solche Vermuthungen mit Gewissheiten verwechseln und mehrere derartige Schlüsse auf einander setzen, so errichten wir ein Phantasiegebäude, welches von der Gefahr bedroht ist, bei der ersten genauen empirischen Prüfung zusammenzufallen.

»Diese Sachlage wird zur Zeit von manchen Biologen causalen Strebens nicht genügend gewürdigt.

»Wenn z. B. gezeigt worden ist, dass eine anorganische Komponente ähnliche oder anscheinend gleiche Wirkungen hervorzubringen vermag, als sie im Bereiche organischen Geschehens beobachtet werden, so wird von Manchem ohne Weiteres, von Anderen ohne genügende Prüfung, angenommen oder gar behauptet, diese Komponente sei auch die wirkliche Ursache der ähnlichen organischen Gestaltungen. Auf die Unzulässigkeit solcher Folgerungen habe ich wiederholt hingewiesen (1, Bd. II. pag. 33, 93, 1019), jedoch ohne den gewünschten Erfolg; denn man fährt fort auf Grund einiger formaler Ähnlichkeiten Identitäten der Ursachen zu folgern; und doch vermögen sehr verschiedene Ursachen

anscheinend denselben Effekt hervorzubringen; und das organische Geschehen ist meist so komplicirt, dass wir seine Komponenten noch nicht annähernd zu überschauen vermögen.

»Da ein weiteres Beharren in solchem Vorgehen die junge, causale Richtung der Biologie sowohl in ihren Leistungen wie in ihrem Ansehen aufs Schwerste schädigen muss, so sei hier aufs Neue auf die Mängel dieses Verfahrens hingewiesen.

»Ehe aus der Ähnlichkeit der Wirkungen einer anorganischen Komponente mit organischen Gestaltungen mit Sicherheit auf eine Identität der Ursachen geschlossen werden darf, sind noch zweierlei Nachweise zu erbringen.

»Erstens der Nachweis der wirklichen Übereinstimmung in allen besonderen, d. h. für die angenommenen Ursachen charakteristischen Wirkungen bis in die Merkmale zweiter und ev. dritter Ordnung. Diese Übereinstimmung ist nicht nur in normalen Verhältnissen, sondern besonders auch in anderen, von uns experimentell hervorgebrachten Verhältnissen, in denen die Wirkung der angenommenen Komponente abgeschwächt oder verstärkt sein müsste, zu prüfen.

»Zweitens ist der Nachweis des Bestehens der sogenannten ‚Vorbedingungen‘ der entsprechenden Wirkung dieser Komponente, also richtiger bezeichnet, der Nachweis des Vorhandenseins auch der anderen Komponenten, die zur bezüglichen Wirkung der ins Auge gefassten ‚Hauptursache‘ mit nöthig sind, zu erbringen.

»Somit ist die gleichzeitige Erforschung mehrerer Komponenten nöthig, da die organischen Gestaltungsvorgänge meist durch mehrere Komponenten bedingt sind.

»Da ferner die Wirkung der einen Komponente durch andere Komponenten alterirt und erstere so der charakteristischen Merkmale ihres Einzelwirkens oder ihres vorherrschenden Wirkens beraubt werden kann, und daher solches Wirken nur da oder dort theilweise zum Vorschein kommt, wir aber alle Ursachen zu ermitteln streben, so liegt wiederum Veranlassung vor, gleichzeitig nach zwei oder mehr Ursachen zu forschen.

»Da dies oft auf direktem Wege nicht in genügendem Maße möglich ist, so ist zum Ersatz weiterhin zu prüfen, ob nicht andere Faktoren ebenso weit die gleichen Wirkungen hervorbringen können, als von uns die thatsächliche Übereinstimmung der beiderseitigen Erscheinungen festgestellt wurde. Erscheint dies möglich, dann ist nach den nothwendig unterscheidenden

Merkmale der Wirkung dieser beiderlei Faktoren zu suchen, sei es im normalen Geschehen, sei es auf experimentellem Wege.

»Ist es nicht möglich, diese Nachweise in genügendem Maße zu erbringen, sind sie also nicht genügend erbracht, so müssen wir uns gegenwärtig halten, dass auch der Schluss auf die angenommenen Ursachen ein noch unsicherer, unzuverlässiger ist; und wir haben ihn so lange als solchen mit entsprechender Vorsicht und Beschränkung zu verwerthen, bis durch weitere, oft auf scheinbar ganz entlegenen Gebieten gemachte Beobachtungen, neue genügende Sicherungen gewonnen sind.

»Diese Unsicherheit wird jetzt, beim Beginne exakter causaler Untersuchungen auf dem Gebiete der Zoobiologie lange Zeit den meisten unserer causalen Ableitungen anhaften; und wir werden in Folge der überaus großen Komplieirtheit des organischen Geschehens überhaupt zunächst erst einmal eine größere Anzahl von causalen Erfahrungen erwerben müssen, ehe wir durch die gegenseitige Kontrolle und Stütze dieser Erfahrungen zu einiger Sicherheit in unseren Ableitungen gelangen.«

Nachdem wir dann durch besondere Experimente am lebenden Material erkannt hatten, dass trotz bester Übereinstimmung der von uns aus Öltropfen hervorgebrachten Konfigurationen mit den beim Froschei beobachteten Furchungsschematen gleichwohl im Ei zu einem wesentlichen Theil andere Ursachen diese Konfiguration bestimmen, und nach Anführung ähnlicher Beispiele schließen wir mit der Folgerung (10, pag. 72):

»Gleichwohl haben die hier angestellten »anorganischen« Experimente auch ein positiv nützliches Ergebnis geliefert, in so fern wir erst durch den genauen Vergleich der anorganischen mit den ähnlichen organischen Gestaltungen die Eigenschaften der letzteren genau genug erkannten, um zu richtigeren Schlüssen über die nächsten Ursachen dieser Gestaltungen befähigt zu werden. Dies wird sich auch in vielen anderen Fällen als der erste Nutzen solcher »anorganischer« Versuche erweisen.«

Damit ist wohl diese Sachlage gekennzeichnet und der Weg zu einer allmählich von Irrthümern frei werdenden Verwendung dieser Art des Experiments genügend angedeutet.

II d. Zulässigkeit und Bedingungen des Schlusses vom morphologischen Experiment am »lebenden« Organismus auf das »normale« Gestaltungsgeschehen.

Um die Schwierigkeiten, die der richtigen Deutung des am lebenden Organismus angestellten causal-morphologischen Experiments entgegenstehen, zu überwinden, wurde früher schon ein Mittel an die Hand gegeben (s. o. pag. 231), das in der Anwendung verschiedenartiger Experimente zur Ermittlung und Prüfung derselben Frage besteht. Es wurde dies an einem Beispiel mit drei verschiedenen Experimenten dargethan, von denen HERTWIG jedoch bloß das eine Experiment erwähnte, so dass es fälschlich scheint, als hätte ich dies Experiment für sich allein als die feste Grundlage des Urtheils bezeichnet.

Während dieser Autor wegen der Schwierigkeiten der Deutung des Experiments am Lebenden diesem Hilfsmittel nur geringen Werth beilegt, geschieht meinerseits trotz derselben das Gegentheil; ich sehe gar nicht mit Sorge oder Resignation auf diese Schwierigkeiten, zumal da bereits andere biologische Disciplinen wie die Physiologie und die experimentelle Pathologie sie erfolgreich zu bekämpfen gelernt haben. Allein den Forschern auf dem Gebiete der »normalen« Morphologie sind diese Schwierigkeiten neu und schrecken, wie es scheint, die noch nicht mit ihnen Vertrauten ab.

Auf dem Gebiete der anorganischen Forschungen waren früher ähnliche, zum Theil nicht geringere Schwierigkeiten zu überwinden; und dies ist mit gutem Erfolg geschehen. Man denke an die ersten Analysen und Synthesen der Chemiker resp. der Alchemisten. Das streng analytische Denken und das entsprechende Experiment haben, nachdem man einmal bis zu dieser Methode fortgeschritten war, rasch Klarheit in dies Chaos gebracht. Obschon uns unsere Sinne nur Schein zuführen, der absolut verschieden ist von dem wirklichen Geschehen, haben wir doch auf diese Weise ermittelt, dass z. B. die rothe Farbe an sich gar nicht Roth ist, sondern dass sie Schwingungen von 625—800 $\mu\mu$ Länge darstellt. Das ist wohl ein herrlicher, durch Kombination verschiedenartiger Experimente gewonnener Triumph. Da wir Biologen das organische Geschehen bloß auf die von den Physikern und Chemikern bereits ermittelten Wirkungsweisen resp. auf die ihnen supponirten Kräfte zurückführen wollen, so ist also wenigstens in dieser Hinsicht die Aufgabe für uns einfacher.

Freilich haben wir in anderer Hinsicht viel größere Schwierigkeiten vor uns, da wir sehr häufig einen noch geschlossenen Komplex unübersehbar mannigfaltiger Wirkungsweisen zu bearbeiten haben, den wir nicht in einzelne Komponenten zerlegen können, ja aus dem wir nicht einmal wie der Physiker eine Komponente isolieren und allein zur Prüfung verwenden können; wohl aber können wir in manchen Fällen eine Komponente oder eine Gruppe von Komponenten allein alterieren und auf diese Weise in ihren Wirkungen erforschen.

Dem entsprechend habe ich mich früher folgendermaßen geäußert: So weit die Ontogenese Selbstdifferenzierung der einzelnen Zelltheile ist, so weit bildet sie geschlossene Komplexe, welche wir wohl nur wenig erforschen können; so weit aber differenzierende Wechselwirkungen zwischen Zellen und Zellkomplexen, oder auch nur zwischen den Zelltheilen, die von uns gesonderten Veränderungen unterworfen werden können, wie Zelleib, Zellkern und Centrosoma an der Entwicklung Antheil nehmen, so weit vermögen wir zunächst diese differenzierenden Wirkungsweisen zu erforschen. Das betrifft z. B. manche Ursachen der Wachstumsanregung, also der Wachstumsgröße, ferner der Wachstumsrichtung der Zellen, der Zellenwanderung, Zellengestaltung, gestaltender Wirkungen zwischen Zelleib und Zellkern, sowie zwischen dem Centrosoma und den beiden anderen genannten Zelltheilen etc.

Aber es ist nun behauptet worden, dass man aus dem Experiment am Lebenden überhaupt nicht auf das »normale« Geschehen schließen könne, einmal weil man durch das Experiment »abnorme« Verhältnisse setze, also pathologische Reaktionen erhalte [O. SCHULTZE, HERTWIG]; zweitens, weil die Organismen inkonstant reagiren, indem in gleicher Weise beeinflusste Individuen von gleicher Entwicklungsstufe und derselben Species verschiedene Resultate ergäben [DRIESCH (18), HERTWIG (pag. 71 u. 72)].

Um mit dem letzteren Einwande zu beginnen, so kann uns der Umstand, dass bei biologischen Versuchen sehr oft scheinbar in gleicher Weise angestellte Experimente verschiedene Resultate ergeben, nicht veranlassen, das Experimentiren einzustellen, sondern nur es zu verbessern.

Dieses Ergebnis ist auch keineswegs dem Experiment am Lebenden eigenthümlich, sondern es kommt bei physikalischen Experimenten häufig in gleicher Weise vor; aber dem einsichtigen, dem sogenannten »guten« Experimentator gelingen seine Experimente,

weil er die vielen kleinen Nebenumstände, die zum Gelingen nöthig sind, zu ermitteln und auch die störenden Momente fern zu halten versteht.

Das ist schon jetzt bei vielen biologischen Versuchen gleichfalls möglich, wenn auch meist viel schwieriger zu erreichen; es wird successive bei immer mehr Versuchen gelingen. Jetzt können wir schon nach Belieben aus einem halben Froschei einen halben oder einen ganzen Embryo machen, und zwar letzteres auf zwei ganz verschiedene Weisen: entweder nachträglich aus einem halben Embryo den ganzen oder sogleich von vorn herein.

Die Physiologen, Pathologen und Pharmakologen lassen sich durch diese Komplikationen nicht abhalten; sie sind, wenn sie etwas ganz Neues erforschen wollen, darauf gefasst, dass sie erst eine große Reihe erster Orientierungsversuche machen müssen, ehe sie dahin gelangen, ihre specielle Absicht mit Erfolg ausführen zu können.

Es ist auch keine neue Einsicht, dass die Individuen derselben Art einander nicht ganz gleich sind, und dass auch ihre Reaktionen auf dieselben äußeren Agentien, wie Kälte, Hitze, gleiche Nahrungs- und Arzneimittel oft erheblich verschieden sind. Dies hat aber zunächst für »unsere« Forschungen kaum eine Bedeutung; denn um so specielle Dinge handelt es sich bei unseren Aufgaben vorläufig nicht; sondern nur um das Allerallgemeinste, um die gestaltenden Wirkungsweisen, welche kleine oder auch große Theile des Körpers auf einander ausüben. Wir stehen ja, von HERTWIG abgesehen, dem »die Natur in dem Entwicklungsprocess eines Thieres ihre Geheimnisse ,offen‘ vorlegt«, jetzt erst am Anfange exacter causaler Erkenntnis organischer Gestaltungen, und haben daher nur nach dem Allgemeinen zu streben, also nach einer ersten Übersicht der Arten des Geschehens wie sie den Inhalt der »allgemeinen Entwicklungsmechanik« bilden können. Später, beim Ausbau einer »speciellen Entwicklungsmechanik« mag man sich auch um die feineren qualitativen sowie um die quantitativen Verschiedenheiten des Wirkens, welche die besondere Individualität bedingen, kümmern. Dann werden unsere Nachfolger aber auch bereits über die Wirkungsweisen im Allgemeinen schon mehr unterrichtet sein.

Die Aufgabe, die vor uns liegt, ist ähnlich der Interpretation eines großen Geisteswerkes z. B. der Bibel: man muss erst das Ganze annähernd überblicken, um ein richtiges Verständnis des

Einzelnen zu gewinnen; von jeder neuen Einsicht in das Einzelne aber wird auch wieder die Auffassung des Ganzen beeinflusst und alterirt.

So wird auch in der Entwicklungsmechanik oft die vielleicht bereits für feststehend angenommene Deutung vieler früherer Versuche durch das Ergebnis eines neuen Experiments wieder in Zweifel gezogen werden; und es muss eine neue geistige, oft auch experimentelle Nachprüfung der bereits für sicher gehaltenen Schlüsse stattfinden. So werden wir durch fortwährende gegenseitige Berichtigungen, wenn auch immer von Irrthum umfungen, uns doch im Großen und Ganzen stetig der Wahrheit nähern. Dies nur ist erreichbares Ziel, nicht aber die reine, absolute Wahrheit selber:

»Im Weiterschreiten find' er Qual und Glück,
Er, unbefriedigt jeden Augenblick.«

In diesem zunächst zu erforschenden Hauptsächlichsten des Geschehens müssen die Eier und Embryonen derselben Art und Entwicklungsstufe sich in gleicher Weise verhalten, sofern sie in gleicher Weise beeinflusst werden. Letzteres ist aber bisher oft nicht der Fall gewesen. Eier, deren eine der beiden ersten Furchungszellen durch Schütteln, also durch zahlreiche in verschiedenen Richtungen wirkende Stöße zerstört war, wurden für gleich beeinflusst angesehen, wie Eier, denen die eine Zelle durch Anstich getödtet worden war; die überlebenden Zellen solcher Eier wurden für einander gleich gehalten, obschon im ersten Falle die Zelle durch zahlreiche Stöße in ihrer Gestalt und in ihrem Innern alterirt war, während im anderen Fall mechanische Insulte fast fehlten. Wenn bei einigen Thieren trotzdem in beiden Fällen dasselbe Resultat sich ergab, um so besser; dann war es ein Beweis dafür, dass bei diesen Thieren diese Verschiedenheit der Einwirkung nicht von gestaltender Bedeutung wurde, dass bloß die Isolation das Bestimmende war. Bei anderen Thieren aber ergaben sich bei diesen beiderlei Behandlungen sehr verschiedene Resultate; ja sogar bei ein und derselben Behandlung bloß durch Schütteln erhielt man verschiedene Resultate: Waren wirklich in diesen letzteren Fällen die Insulte der verschieden reagirenden Eier gleich gewesen? Wer kann das behaupten? Man hat auch Eier, die in einer Schale in mehreren Lagen dicht gedrängt über einander lagen, als in gleicher Weise durch Luftmangel beeinflusst angesehen, obschon doch die oberen Schichten mehr Luft erhielten als die unteren; dann wurde (18) aus der Verschiedenheit der Reaktionen geschlossen, dass überhaupt die Art der Reaktion nicht von der Art des Eingriffes abhängig sei, da bei gleicher

Einwirkung so verschiedene Reaktionen stattfänden. Es wurde schon an anderer Stelle auf das Irrthümliche dieses Schlusses hingewiesen (5, pag. 428).

Wir kommen nun zu dem zweiten Einwande gegen das Experiment am Lebenden: dass durch das Experiment am Lebenden »abnorme« Verhältnisse gesetzt werden, und dass daher die Reaktion »abnorm«, somit nicht für Schlüsse auf das »normale« Geschehen geeignet sei.

Dieser Einwand erscheint unwiderleglich; und doch ist er glücklicher Weise in Bezug auf die für unsere Forschung wesentlichsten Aufgaben, auf die Erforschung der gestaltenden Wirkungsweisen, also für das Qualitative des Geschehens unzutreffend; nur für quantitative Verhältnisse ist ihm eine wesentliche Bedeutung nicht abzusprechen.

Das Unzutreffende in qualitativer Beziehung beruht darauf, dass, so viel wir bis jetzt wissen, und wie besonders R. VIRCHOW hervorgehoben hat, die Reaktionen, die gestaltenden Reaktionsweisen des Organismus immer nur die normalen Gewebstypen reproduciren. Denn die pathologische Forschung an Menschen und Säugethieren hat ergeben (s. oben pag. 228), dass alle progressiven krankhaften Leistungen (Tumoren, Hyperplasien, Hypertrophien, die durch produktive Entzündungen gelieferten Bildungen) keine neuen Gewebstypen hervorbringen, also keine Gewebe, die nicht im normalen Leben vorkommen, sondern nur Fibrome, Lipome, Myxome, Sarkome, Osteome, Enchondrome, Chordome, Epitheliome, Myome, Neurome, Gliome, Granulome etc., die geweblich alle ihre normalen Vorbilder haben; diese pathologischen Produkte sind noch an die Abkunft von ihnen selber gleichen Geweben oder deren normalen Vorstufen gebunden. Das Pathologische besteht hierbei also nur darin, dass solche an sich normale Gewebebildung in abnormer Größe, am unrechten Ort resp. zu unrechter Zeit stattfindet. Es handelt sich dabei natürlich nur um die ganzen Gewebstypen; im Einzelnen können die Zellen, Fasern etc. etwas variirte Größe, Gestalt und Anordnung zeigen etc. Selbst die regressiven Veränderungen haben zum Theil ihre normalen Vorbilder, wie die Atrophie (Schwund), trübe Schwellung, Fettinfiltration, fettige, hyaline Entartung sowie Pigmentosis und Verkalkung; nur wenige regressive Metamorphosen, wie colloide und amyloide Entartung, liefern Produkte ohne physiologische Vorbilder, also qualitativ ganz abnorme Produkte.

Aus dieser Konstanz der »progressiven«, also neue lebende Produkte liefernden Reaktionsweisen folgt für uns nun Zweierlei: Erstens, dass wir aus den Reaktionen auf verschiedene äußere Einwirkungen keine so besonderen Schlüsse auf die inneren Eigenschaften des reagirenden Substrates ziehen können, wie es wohl möglich wäre, wenn verschiedenartige Einwirkungen wesentlich verschiedenartige Reaktionen zur Folge hätten (siehe oben pag. 228). Es ist aber noch die Frage, ob überhaupt direkt, durch unsere Mittel progressive Reaktionen ausgelöst werden, also auch, ob überhaupt die Art und Weise des Eingriffes einen Einfluss auf die Art der Reaktion haben könne. CARL WEIGERT (27) vertritt nämlich die Ansicht, dass alle progressiven Reaktionen nur durch das Absterben anderer Theile, durch den Defekt »ausgelöst« werden, wonach denn in der That die Natur der Einwirkung an sich für die Art der progressiven Reaktionen ganz gleichgültig sein muss, da sie nur dadurch, dass sie Tod lebender Theile, Defekt verursacht, die Bildung neuer Theile veranlasst.

Diese Stabilität der progressiven Gewebsreaktionen hat aber noch eine zweite Seite, und diese ist für unsere Forschung förderlich. Da überhaupt keine abnormen, d. h. qualitativ neuen lebenden Gebilde hervorgebracht werden, so können wir aus den Reaktionen auf abnorme Eingriffe auf die »normalen« progressiven Reaktionsweisen schließen. Diese Thatsache haben unsere Gegner übersehen. Sie bezieht sich aber nur auf die Gewebebildung als solche, nicht auf die Gestaltung von Formen und Strukturen aus diesen Geweben.

Es bleibt nun weiterhin die Frage: wie ist es, von den Geweben abgesehen, mit den anderen gestaltenden Mechanismen, zumal mit den Gestaltungsmechanismen, die am Anfang und in den nächstfolgenden Stadien der individuellen Entwicklung thätig sind? Sind die gestaltlichen Leistungen hier auch schon stabil, oder können auf so früher Stufe außer den normalen auch noch andere, qualitativ abweichende Gestaltungsvorgänge stattfinden; können etwa durch äußere Einwirkungen, welche Störungen der Anordnung im Ei hervorbringen, ganz neue Gestaltungsmechanismen entstehen, die ganz absonderliche neue, etwa gar in sich mehr oder weniger harmonische organisirte Gestaltungen produciren?

Nach der früheren Lehre von den Missbildungen konnte solches in ausgedehntem Maße angenommen werden; denn da wurden von

menschlichen Müttern Kinder mit Hunde-, Schaf-, Froschgestalt geboren; Enten wuchsen an Bäumen. Die neuere Teratologie hat alle diese Berichte in das Gebiet der Fabel verwiesen.

Trotz dieser Richtigstellung fehlte uns aber noch die Kenntnis von der Wirkung direkter Störungen der inneren Anordnung der Theile des Eies. Die Frage, ob durch solche Störungen etwa ganz neue Bildungsmechanismen entstehen könnten, war natürlich für die Anwendung der experimentellen Forschung auf den sich entwickelnden Organismus überaus wichtig. Dies war der Grund, dass ich mit ihrer Beantwortung im Jahre 1882 meine Experimente begann (1, Bd. II. pag. 154) und im ersten Beitrag, der die Orientierungsversuche über die vorliegenden Probleme enthält, diese Frage innerhalb gewisser Grenzen zu einer Entscheidung brachte. Davon scheint keiner meiner geehrten Gegner Kenntnis zu haben.

Es wurden einmal Eier vor, während und nach der Furchung angestochen, wobei einerseits Theile von Dotter austraten, und andererseits durch diesen Austritt die Anordnung der zurückbleibenden Theile stark gestört werden musste; bei der Gastrula und dem jungen Embryo wurden große Spaltungen vorgenommen oder ganze Stücke entfernt. Ich wartete nun, ob nach diesen Eingriffen ganz absonderliche Gebilde hervorgehen würden.

»Vor Beginn der Versuche hatte ich daran gedacht, dass durch dieselben vielleicht einige Unordnung unter den Organen entstehen könnte, oder dass sogar ganz heterogene, wunderbare, nicht auf einfache Weise von den Störungen ableitbare Formbildungen die Folge der Eingriffe sein würden. Dass nichts Derartiges geschah, ist hochbedeutsam.«

»Statt so allgemeiner Wirkung der Störung ergab sich vielmehr, dass ‚circumscribed Defekte‘ der Eisubstanz häufig ‚circumscribed Defekte‘ oder ‚circumscribed Verbildungen‘ an dem im Übrigen wohlgestalteten Embryo zur Folge hatten; zweitens zeigte sich, dass wesentlich dieselbe Wirkung entstand, einerlei in welchem Stadium der Furchung die Verletzung vorgenommen war; dass also die Eingriffe in den früheren Perioden der Entwicklung nicht nothwendig allgemeinere, auf größere Bezirke des Embryo ausgedehnte und stärker von der normalen Bildung abweichende Folgen hervorbrachten als die gleichen Eingriffe in den späteren Stadien der Furchung: zwei für die Auffassung der Entwicklungsvorgänge hochbedeutsame Thatsachen.« (1, Bd. II. pag. 180.) Das Genauere dieser Versuche muss im Original nachgesehen werden.

Wir haben also gelernt, dass auch bei Störungen in den ersten Stadien der Entwicklung keine heterogenen Bildungen entstehen: Auch das Ei liefert bei Störungen entweder Bildungen seiner typischen Art oder nichts, es vermag nicht »qualitativ« Neues zu produciren. Dagegen kamen viele quantitative Abnormitäten: sogen. »Verbildungen« vor, in Form von Auswüchsen, Schrumpfungen, von denen erstere zumeist später wieder ausgeglichen wurden. Das ist also eine für die experimentelle Forschung sehr wichtige Erkenntnis.

In den ersten Entwicklungsstadien aber, speciell in denen der ersten beiden Furchungen, zeigte sich später bei anderen Versuchen doch eine überraschende Reaktion auf bestimmte äußere Einwirkungen, in so fern es nämlich künstlich veranlasst werden konnte, dass aus einer der zwei (bei einigen Thieren sogar aus einer der vier) ersten Furchungszellen statt eines halben resp. Viertel-Embryo ein ganzer Embryo gebildet wurde, oder auch dass aus den beiden ersten Furchungszellen zusammen eine unvollkommene Doppelbildung entstand. Den Mechanismen dieser Bildungen sind wir bereits auf der Spur. Doch schließen auch sie nichts qualitativ Neues ein.

Weiterhin wurde oben schon erwähnt, dass in der ersten Orientierungsarbeit auch über die Wirkung der äußeren Umgestaltung des Eies auf seine Entwicklung berichtet worden war (1, Bd. II. pag. 188—192, 204) mit dem Ergebnis, dass durch solche Umgestaltung gleichfalls nichts qualitativ Neues entstand, sondern dass im Gegentheil die hervorgehenden hochgradig deformirten Embryonen mit ihren Organen sogar in solcher Weise gebildet waren, als wenn sie unter »normalen« Formverhältnissen entstanden und erst nach der Organbildung äußerlich deformirt worden wären (1, Bd. II. pag. 891, 905, 926).

Es kann also durch morphologische Eingriffe am Ei gar nichts »qualitativ« Neues, kein neues Gewebe, kein qualitativ neues Organ etc. hervorgebracht werden. Es entstand außer dem Normalen theils Gehemmttes, z. B. bei Pressung der Eier zwischen senkrechten Platten, wobei die Gastrulation ganz gehemmt wurde und die Medullarwülste 180° von einander entfernt bleiben (s. 1, Bd. II. pag. 89, 526, 922); es entstanden häufig auch Tumoren, also zu starkes Wachsthum einiger Zellen oder Zellengruppen, die wohl aus ihrer normalen Verbindung gekommen waren, ferner Defektbildungen und bei Deformation in den frühesten Stadien Doppelbildungen.

Wir können also sowohl aus Versuchen am Ei, wie auch aus solchen am wachsenden und am erwachsenen Individuum auf die »normalen« gestaltenden »Wirkungsweisen« Schlüsse ziehen, denn es ist nicht möglich, durch irgend welche Eingriffe qualitativ neue, progressiv gestaltende Wirkungsweisen hervorzurufen; vielmehr sind (von den regressiven, degenerativen Veränderungen abgesehen) alle abnormen Reaktionen und Bildungen nur die Produkte quantitativer, lokaler und zeitlicher Störungen der Thätigkeit der normalen Wirkungsweisen¹⁾.

Die schönen Versuche von C. HERBST (20) über typische Verbildungen in Folge der Einwirkung von Salzlösungen sind durch DU BOIS-REYMOND irrthümlicher Weise in dem Sinne gedeutet worden, dass dabei ganz neue Organismen entstanden seien. Umstülpung des Darmblattes nach außen, Fehlen der Kalknadeln etc. sind aber doch keine qualitativen Neubildungen.

Wir schließen also: Die progressiv gestaltenden »Wirkungsweisen« der Organismen und daher auch die Qualität ihrer Produkte sind der Hauptsache nach konstant. Ob es nicht doch wenigstens kleine qualitative Abweichungen giebt, außer den oben erwähnten Variationen der Gestalt und Größe der Zellen, die wir zu den quantitativen rechneten, muss natürlich erst noch genauer ermittelt werden.

Der Hauptsache nach aber dürfen wir zufolge dieser Tatsache aus den gestaltenden Reaktionen des Eies, des Embryos, des wachsenden und erwachsenen Individuum auf experimentelle Eingriffe auf die »normalen« gestaltenden Wirkungsweisen schließen.

Vorläufig kennen wir bloß die Konstanz der Wirkungsweisen. Wir werden diese Erfahrung verallgemeinern und sehen, wie weit wir damit kommen; dies so weit, bis wir die Grenze finden, und müssen nach ihrer Überschreitung, also nach der Entdeckung von Abweichendem, die ganzen früheren Versuche aufs Neue und zwar auf ihre exaktere Bedeutung prüfen.

¹⁾ Nach den bisherigen Beispielen von HERTWIG's Berichterstattung über meine Äußerungen (s. oben pag. 41, 232 Anm.) und den nachstehend noch kennen zu lernenden (s. unten pag. 322, 326, 335) ist zu erwarten, dass dieser Autor über die hier gebrachte Darlegung in der Weise berichtet, ich hätte gesagt: »es gäbe überhaupt keine abnormen Bildungen«. Er wird dann beifügen: »Man braucht nur an die mannigfachen vorkommenden Missbildungen, Geschwülste, Knochenverkrümmungen zu erinnern, um das Irrthümliche einer solchen Auffassung zu kennzeichnen.«

Die verschiedenen neuen speciellen Strukturen aber, welche pathologischer Weise aus den nicht neuen Gewebstypen producirt werden, lassen uns manche wichtige Schlüsse auf die Ursache der Gestaltungen aus diesen Geweben ziehen. Dies gilt z. B. von der neuen Struktur in den Knochen, Fascien und Muskeln bei hochgradig rhachitisch verkrümmten Individuen (s. 1, Bd. I. pag. 712, 359, 464, 616); ferner gilt es von einer von mir gefundenen periostitischen Auflagerung an der unteren Hälfte des Humerus, welche auf das Schönste die Torsionstrajektorien zeigte, weil die Torsion durch die abwechselnde Thätigkeit (der inneren und äußeren Gruppe der Vorderarmmuskeln) am stärksten an der Oberfläche wirkt (s. 1, Bd. I. pag. 762), ferner von der radiären Struktur mancher Geschwülste. Ähnliche Folgerungen auf die Ursachen gestatten die pathologischen Produktionen mancher Gewebe, z. B. die Bildung ernährender Blutgefäße für einen Echinococcus, für einen metastatischen Tumor, die Vermehrung des Bindegewebes durch chronische Hyperämie etc.

Es ist ferner zu vermuthen, dass bei allen Thieren derselben Klasse, ja wohl noch viel größerer Abtheilungen, die hauptsächlich gestaltenden Wirkungsweisen dieselben sind, wenigstens so weit nicht qualitativ verschiedene Gewebe gebildet werden. Es werden ja aus anscheinend gleichen Geweben ganze Thierte wie einzelne Organe von sehr verschiedenen typischen Gestaltungen gebaut; und wir haben keine zureichende Veranlassung zu der Annahme, dass z. B. die typisch verschiedenen Gestalten der Säugethiere unter einander durch die geringen Verschiedenheiten ihrer Gewebe bedingt sind; sondern wir werden diese Verschiedenheiten hauptsächlich von örtlichen und zeitlichen quantitativen Verschiedenheiten der Verwendung der Gewebe ableiten, also von quantitativen Verschiedenheiten in der Bethätigung der gestaltenden Wirkungsweisen.

Aber eine wichtige Einschränkung müssen wir doch gleich dem Satze von der Konstanz der gestaltenden Wirkungsweisen folgen lassen, die von mir selber ausgegangen ist und gerade von einigen meiner Gegner bestritten wird.

Diese Einschränkung beruht auf der Unterscheidung von zweierlei ontogenetischen Entwicklungsarten; einer typischen oder normalen (diese beiden Ausdrücke sind annähernd aber nicht vollkommen identisch, worüber die Originalien einzusehen sind, s. 1, Bd. II. pag. 450, 520, 811, 843, 981), und einer atypischen oder regulatorischen Entwicklungsweise der Organismen, welche beide dieselben Endprodukte liefern (s. oben pag. 236).

Diese Zwiefältigkeit der Bildungsweisen erschwert natürlich die Deutung der Versuchsergebnisse überaus; doch immer neue und variierte Versuche unter Zuhilfenahme neuer Thierarten, bei denen die regulatorische Entwicklung geringer ist, werden allmählich auch hier Sicherheit bringen. Wir können nicht verlangen, auf einem neuen und so schwierigen Gebiete immer gleich ganz Sicheres und Richtiges zu erringen.

Außer der erwähnten Art von progressiv gestaltenden Reaktionen können wir aber durch das künstliche Experiment oder durch das Naturexperiment auch direkt normale gestaltende Korrelationen der Theile des Organismus ermitteln. Das ist wieder schon in reichem Maße seitens der Pathologen geschehen, wie ich früher unter Anführung von manchen Beispielen ausgeführt habe (s. 2, pag. 31). Um hier wenigstens ein Beispiel zu bringen, so schließen wir aus dem nach Zerstörung der Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks stattfindenden Schwund der zu diesen Ganglienzellen gehörigen Muskeln, dass zwischen diesen Ganglien- und Muskelzellen normaler Weise eine erhaltende Wirkung stattfindet; wir folgern aber nicht, wie die Autoren, welche als Folge des Experiments nur pathologische Vorgänge gelten lassen, thun müssen, dass die absterbenden Ganglienzellen einen zerstörenden Einfluss auf die Muskeln ausüben. Denn umgekehrt wissen wir auch, dass nach Amputation des Armes die zugehörigen Ganglienzellen im Rückenmarke schwinden. Sollte nun wohl, statt dass normaler Weise schon irgend ein, sei es direkter oder indirekter trophischer, erhaltender Zusammenhang beider Organe stattfindet, eine abnorme zerstörende Wirkung, wenn auch nicht mehr von dem abgeschnittenen Arm auf die früher ihm zugehörigen Ganglienzellen, so doch von den zurückgebliebenen absterbenden Nervenstümpfen aus stattfinden? Es kommen noch eine ganze Anzahl von Beobachtungen hinzu, die gegen die letztere und für die erste Auffassung sprechen.

Es giebt viele sekundäre Degenerationen und sonstige sekundären Veränderungen, die nach eingehender Prüfung der besonderen Verhältnisse auf die Aufhebung oder Änderung schon normaler Weise vorhandener trophischer oder sonstiger gestaltender Beziehungen unter Theilen des Organismus zurückgeführt werden; z. B. die gestaltende Wirkung der Kastration von Frauen und Männern, die funktionelle Anpassung in allen Organen. Hierbei erstrecken sich die sekundären Veränderungen auf ganz bestimmt lokalisirte und vom Herd der primären Störung oft weit abgelegene

Theile; auch läuft oft die Vernichtung des primären Theils (z. B. im Centralnervensystem) in wenigen Tagen oder Wochen ab, während die sekundären Veränderungen jahrelang dauern.

Dieses ganze, von mir wiederholt verwerthete Thatsachegebiet scheint HERTWIG nach seiner Auffassung von der Bedeutung des Experiments am Lebenden noch vollkommen fremd zu sein.

Aber es giebt im Unterschied zu diesen Verhältnissen auch sekundäre Störungen, die durch die abnorme Einwirkung des zuerst pathologisch veränderten Theils bedingt sind; dahin gehört z. B. die Krebskachexie durch Toxine, die vom Tumor producirt werden, ferner die direkten Druckwirkungen auf die Nachbarschaft mit oder ohne Kompression der Blutgefäße u. dgl. Diese sekundären Störungen sind dem entsprechend anders lokalisiert als die der ersterwähnten Art.

In Folge der Konstanz der geweblichen Reaktionsweisen habe ich von Anfang an besonderen Werth auf die progressiv gestaltenden Reaktionen des Organismus gelegt, die dem Pathologen vorkommen¹⁾; desshalb und wegen der Möglichkeit, aus vielen pathologischen Vorkommnissen auf normale gestaltende Korrelationen zu schließen, habe ich auch die Pathologen in der Einleitung des Archivs für Entwicklungsmechanik ersucht, ihr reiches bezügliches Material auch mit Rücksicht auf diese sich bekundenden, normalen gestaltenden Reaktionsweisen und Beziehungen zu verwerthen, und solche Arbeiten oder Berichte über ihre Ergebnisse in dem Archiv mitzutheilen.

In dem Jahresbericht von HOFMANN und SCHWALBE habe ich früher schon einen Anfang mit der Kompilation solcher Ergebnisse gemacht; und da die diesbezüglichen Arbeiten das uns Interessirende nur nebenbei darbieten, so sind denn die mannigfachsten Titel in diesen Referaten zu finden, deren Buntheit auf HERTWIG, da er (aus den Titeln) den inneren Zusammenhang nicht erkennen konnte, nur belustigend gewirkt hat (pag. 20)²⁾.

Da die progressiv gestaltenden Reaktionen so feste, unveränder-

¹⁾ Das eine der von mir vorgeschlagenen Themata zu meiner Antrittsvorlesung als Privatdocent im Jahre 1880, dasjenige, welches von der Fakultät acceptirt wurde, handelte über »die gestaltenden Reaktionen des Organismus«; der Inhalt dieses Vortrages wurde dann in die Schrift über den »Kampf der Theile im Organismus« aufgenommen.

²⁾ Außerdem habe ich hierbei das Material, welches auf Selbstdifferenzirung von Theilen hinweist, sowie alles für unsere Arbeit als Vorstufe nöthige Material, so weit es von den deskriptiven Referenten gewohnheitsmäßig vernachlässigt zu werden pflegte, zusammengetragen, wodurch denn die Mannigfaltigkeit der Titel noch erhöht wurde.

liche, normale sind, so stellen sie also stabile, in sich geschlossene komplexe Komponenten des organischen Geschehens dar, in die wir vorläufig nicht eindringen, die wir nicht zerlegen können. Ihre Aktivierung ist bloß Auslösung eines uns an sich unbekannten Mechanismus (s. oben pag. 228). Es wäre der größte Triumph und würde ein jetzt gar nicht zu übersehendes Gebiet neuer Forschung eröffnen, wenn es gelingen sollte, diese jetzt noch geschlossenen komplexen Komponenten zu zerlegen, ohne dass die Lebensthätigkeit gleich aufhört. Wir haben keine Veranlassung, dies jetzt schon, »am Anfange«, als dauernd unmöglich anzusehen.

Erforschen wir zunächst nur möglichst weit und möglichst vollständig diese geweblichen und anderen gestaltenden Wirkungsweisen in ihren Resultaten und nach ihren auslösenden Ursachen, sowie die gestaltenden Korrelationen der größeren und kleineren Theile bis zum Zellkern und Centrosoma herab. Das ist jedenfalls das zunächst Mögliche; und lassen wir die Sorge über das fernere Thun den kommenden Generationen. Die unendliche Aufgabe wird durch diese erste Arbeit dann wieder neue angreifbare Seiten erhalten haben.

Dagegen kann das »Quantitative« des gestaltenden Geschehens durch Experimente leicht zeitlich und örtlich alterirt werden; und dasselbe gilt wohl von der Richtung des gestaltenden Geschehens. Daher sind zur Erkennung der Entstehung auf ihm beruhender Formverhältnisse immer Experimente verschiedener Art nöthig, die sich gegenseitig kontrolliren; und deren Ergebnisse sind wieder mit den Ergebnissen der direkten Beobachtung des normalen Entwicklungsgeschehens in Verbindung zu setzen, wie ich dies seit Langem betont habe (s. oben pag. 231). Auch ist stets auf die Ergebnisse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte gebührende Rücksicht zu nehmen.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieser letzteren Methode wird aber jetzt manchmal überschätzt. Dies gilt z. B. bezüglich der Gastrulation des Froscheies. Nach den übereinstimmenden Ergebnissen unserer oben (pag. 231) erwähnten drei verschiedenartigen Experimente vollzieht sich die Gastrulation des Froscheies durch Überwachsung der von Anfang an nach unten sich einstellenden (NB. weißen) Seite des Eies von einer etwa dem Äquator des Eies entsprechenden Stelle aus und durch sekundäre Vereinigung der ursprünglich zumeist um etwa 180° von einander gesonderten Anlagen der beiden Medullarwülste.

Die feineren Mechanismen dieses Geschehens können je nach dem Sitz der Kräfte, nach der Herkunft und den Bahnen des herabgelangenden und des nach innen kommenden Materials dabei sehr verschieden sein; darüber haben wir nichts ermittelt. Da jedoch unsere obige Angabe nicht in Übereinstimmung mit dem an Fischen beobachteten Verhalten steht, folgern einige deskriptive Autoren einfach, meine Beobachtungen müssten unrichtig sein. Das ist für diese Autoren bequemer als sich zu bemühen, eine den beiderlei Thatsachen Rechnung tragende Ableitung aufzufinden und setzt sie auch nicht mit dem Dogma in Widerspruch, dass derselbe gestaltende Hauptvorgang bei allen Wirbelthierklassen in »formal« möglichst gleicher Weise sich zu vollziehen habe. (Wir selber haben dagegen oben [pag. 259] etwas ganz Anderes: eine annähernde qualitative Konstanz der gestaltenden Wirkungsweisen vertreten; ein Unterschied, der, um Missverständnissen vorzubeugen, hier sogleich betont sei.)

Ebenso unzutreffend ist der Einwand, dass der eine der genannten drei Versuche nichts für das normale Geschehen beweise, weil ich vom Blastulastadium an das Ei, also die Gastrula, an ihrer normalen Drehung mit der Unterseite nach aufwärts verhindert habe. Der Autor dieser Auffassung, O. SCHULTZE (29), meint, dass entsprechend der früheren Auffassung das Material des Medullarrohres beim Froschei von vorn herein auf der oberen Seite der Froschblastula liege, und dass die rechte und linke Anlage von vorn herein in ganzer Länge in der Medianlinie mit einander in Berührung stehen, während letzteres nach meinen Versuchen nur an der Kopf- und Schwanzseite der Fall ist und die dazwischen liegenden Theile des Materials der Medullarwülste ringförmig um den Äquator (genauer etwas oberhalb vom Äquator) liegen und daher erst durch eine große Verschiebung in totale Kontinuität mit einander gelangen. O. SCHULTZE glaubt, ohne diese letztere Thatsache zu bestreiten, dass dies bloß abnormer Weise, in Folge des Experiments der Fall sei. Da aber in der Froschblastula die Zellen schon specificirt sind, wie meine Anschneidungsversuche an der Blastula und Gastrula ergeben haben, indem trotz großer Spalten die Differenzirung normal weiter schritt und die Medullarwülste sich bis an die Schnittränder ausbildeten (s. 1, Bd. II. pag. 190); da ferner bei einem anderen Versuche: nämlich bei so geringer Eintrocknung der Gallerthülle des Eies, dass sie gerade die Rotation des Eies verhindert, die Gestalt des Eies normal bleibt, insbesondere nirgend ein Aufplatzen der Blastula oder Gastrula statt-

findet, die Medullarplatte aber in toto auf der Unterseite des Eies liegt, so muss wohl eine solche alterirende Wirkung der Verhinderung der Drehung des Eies, wie sie O. SCHULTZE annimmt, als unmöglich angesehen werden (s. 1, Bd. II. pag. 532).

Andererseits kann es den deskriptiven Forschern wohl sehr nützlich sein, wenn sie sich über die Ergebnisse unserer experimentellen Untersuchungen unterrichten. So beschreiben deskriptive Beobachter manchmal Gestaltungen als normal, die von uns bereits als abnorme erkannt sind. Zum Beispiel findet sich die beim Absterben der jungen Entwicklungsstufen der Blastula, Gastrula und junger Embryonen vorkommende Lösung des epithelialen Verbandes der Zellen und die Rundung derselben, die von mir als Zeichen des herannahenden Todes erkannt und mit dem Namen *Framboisia embryonalis finalis* (s. 1, Bd. II. pag. 151, 198) belegt wurde, wiederholt als normale Bildung des äußeren, mittleren oder inneren Keimblattes dargestellt.

Um noch einen anderen Fall anzuführen, so sah R. FICK (26) bei seiner Untersuchung über die Befruchtung des Axolotleies die Pigmentstraße des Samenkörpers im Ei eine spitzwinkelige Knickung machen und sogar noch die Spitze ausgezogen sein, was auf eine rückläufige Bewegung des Samenkörpers schließen lässt. Solches war bereits von mir an künstlich in geringer Zwangslage gehaltenen Froscheiern beobachtet und aus der bei dieser abnormen Einwirkung, nach BORN's Ermittlung, stattfindenden inneren Strömung des Dottermaterials abgeleitet worden.

Da FICK aber die befruchteten Axolotleier der Kloake des Thieres, also dem normalen Orte, entnommen hatte, glaubte er sie als vollkommen normal ansehen zu müssen und daher auch dem von ihm beobachteten Verhalten eine besondere, noch räthselhafte Bedeutung für die normale Entwicklung beilegen zu müssen. Es ist nun aber nach meinen Erfahrungen wohl als möglich anzusehen, dass die Natur hier für sich allein ein »entwickelungsmechanisches Experiment« angestellt hat.

Wenn man zur »Regel« alles Das, was oft vorkommt, rechnet, so kann Zwangslage des Eies mit der oben erwähnten Folge bei den Eiern mancher Thierarten mit zur Regel gehören, ohne dass man sie desshalb als normal bezeichnen dürfte¹⁾. In jedem Laich-

¹⁾ Genauerer hierüber siehe unten im Abschnitt II f, pag. 294 u. f.

ballen von gewöhnlicher Größe befinden sich die centralen Eier des Ballens während der Befruchtung und zum Theil sogar noch während der ersten Furchung in Zwangslage, weil die Quellung der Gallert-hülle im Centrum des Ballens zu langsam stattfindet. Ich habe nun gefunden, dass selbst einzeln liegende Froscheier, die nach der Besamung statt in Wasser in $\frac{1}{4}$ - bis $\frac{1}{2}\%$ ige Kochsalzlösung gelegt worden waren, die erste Stunde noch in Zwangslage sich befanden; also gerade noch zu der Zeit, in der der Samenkörper den Dotter durchsetzt und die Pigmentstraße ihre Knickung bildet. Da die Axolotleier zu dieser Zeit in der Kloake weilen, also nicht im freien Wasser sich befinden, so ist somit ohne besondere vorhergegangene Prüfung nicht zu sagen, ob bei ihnen nicht auch normaler Weise eine geringe Zwangslage vorhanden ist und die Ursache der zugespitzten Knickung der Pigmentstraße abgiebt, zumal wenn die Lage des Eies nachträglich geändert wird (siehe auch pag. 322).

Auf Grund des häufigen Vorkommens solcher und anderer Störungen habe ich die Idee ausgesprochen, dass eben dadurch die Mechanismen der gestaltenden Selbstregulation, also der regulatorischen s. atypischen Entwicklung auf niederer Stufe schon gezüchtet und auf höherer Stufe erhalten resp. den hier vorkommenden besonderen Störungen entsprechend modificirt worden sind (s. 1, Bd. II. pag. 911 und 980).

Ferner streiten sich deskriptive Beobachter über formale Verschiedenheiten als über wichtige Abweichungen in Fällen, in denen von uns gezeigt werden konnte, dass sie nur durch kleine Anachronismen in den Bildungsvorgängen bedingt sind; wir sahen, dass letzteres Moment sogar Änderungen der sogenannten »Abstammung« von den Keimblättern, z. B. der Chorda statt vom Entoblast vom Meso- oder Ektoblast zur Folge haben kann (s. 1, Bd. II. pag. 458).

Man ersieht aus diesem Beispiele wohl wenigstens, dass auch bei rein deskriptiven Forschungen dem Autor einige Fühlung mit den Ergebnissen der Entwicklungsmechanik nicht nachtheilig sein wird.

IIe. Das »causal-analytische« morphologische Experiment als die »besondere« Methode der Entwicklungsmechanik.

Wir haben im vorigen Abschnitt erkannt, dass es wohl möglich ist, von den Ergebnissen des Experiments am Lebenden, also von dem Verhalten des Organismus in neuen, von uns gesetzten Verhältnissen, auf die normalen gestaltenden Wirkungsweisen, also

auf das Qualitative des Geschehens, ja sogar bei Berücksichtigung mancher Vorsichtsmaßregeln, auf das so leicht zu alterirende Quantitative des normalen Geschehens, welches die einzelnen Gestaltungsvorgänge und so die speciellen Gestaltungen bedingt, zu schließen.

Es ist nun noch die Frage zu beantworten: wie sind diese, unseren causal-morphologischen Zwecken dienenden Experimente anzustellen? Haben sie eine Eigenart, und eventuell, worin besteht dieselbe?

HERTWIG sagt im Allgemeinen richtig: »Um zu einem neuen Ziel zu gelangen, werden auch neue Wege, die zu ihm hinführen, gezeigt werden müssen; dergleichen die Hilfsmittel und Methoden, die uns auf den neuen Wegen vorwärts und zum Ziel zu kommen ermöglichen.«

Er kommt dann zu dem Ergebnis, dass die Entwicklungsmechanik, wie seiner Meinung nach kein neues, das heißt nicht schon von den früheren Forschern verfolgtes Ziel, so auch keine neue, nicht auch von den früheren morphologischen Forschern ausgedehnt angewendete Methode habe.

Wir sind dagegen der Meinung, dass die Entwicklungsmechanik der thierischen Organismen eine besondere Forschungsmethode als Hauptmethode habe, und dass diese Methode von früheren Anatomen und Zoologen nur ganz vereinzelt in Anwendung gezogen worden ist¹⁾.

Das »Experiment am lebenden Objekt« ist bekanntlich schon lange und zwar zu verschiedenen Zwecken wie in sehr verschiedener Weise zur Erforschung der Lebewesen verwendet worden.

Das Experiment, dessen wir für unsere Zwecke der Erforschung der normalen Gestaltungsursachen benöthigen, ist eine Unterabtheilung dieses »biologischen Experiments überhaupt«, speciell eine Abtheilung des »morphologischen Experiments«, denn es will die »Gestaltungsverhältnisse« erforschen; es ist aber keineswegs identisch mit dem »morphologischen Experiment im Allgemeinen«, denn es soll nicht irgend welche gestaltlichen Vorgänge, z. B. rein formale Verhältnisse als solche, sondern die ursächlichen Verhältnisse der gestaltlichen Vorgänge erforschen. Dazu bedarf es

¹⁾ Von den Verhältnissen auf dem Gebiete der causal-pflanzenforschung, die von vorn herein andere waren (siehe unten Abschnitt III, pag. 312), sehen HERTWIG und ich in unserer Diskussion ab.

auch einer besonderen Art des Experiments: statt des früher schon mehrfach ausgeführten »formal-analytischen Versuchs« nämlich des »causal-analytischen Versuchs«. Dieses besondere Experiment der Entwicklungsmechanik ist daher auch nicht, wie jetzt von Vielen geglaubt wird, einfach das »Experiment am Embryo«, und sein Ergebnis die »experimentelle Embryologie«; sondern es erstreckt sich auch auf den erwachsenen Organismus; wie andererseits auch nicht jedes Experiment am Embryo ein »entwicklungsmechanisches« ist.

Die Entwicklungsmechanik verwerthet alle Experimente am Lebenden; die pathologischen, physiologischen, pharmakologischen und die morphologischen im Allgemeinen. Aber »das entwicklungsmechanische Experiment κατ' ἐξοχήν« ist eine besondere Species des morphologischen Experiments, welche sowohl auf das Ei, wie auf den Embryo, wie auf den erwachsenen Organismus anzuwenden ist: das »causal-analytische« morphologische Experiment. Was diese Bezeichnung bedeutet, ist unserem Gegner HERTWIG gar nicht zum Bewusstsein gekommen.

Da es nach seiner Meinung »keine gestaltenden Kräfte«, also auch keine gestaltenden Kombinationen solcher Kräfte, somit auch nicht gestaltende Wirkungsweisen derselben giebt (s. oben pag. 58), so konnte er allerdings auch nicht die Analyse der gestaltenden Wirkungen in einzelne beständige ursächliche Wirkungsweisen resp. Kräfte als eine Aufgabe unseres Strebens nach Erkenntnis, also auch nicht als Aufgabe des Experiments erkennen.

Wir wollen uns nun einen kurzen Überblick über die verschiedenen Arten des Experiments am Lebenden zu verschaffen suchen. Es ist aber nicht der Zweck unserer flüchtigen Darstellung, eine Geschichte dieses Experiments oder auch nur des »morphologischen Versuchs« zu schreiben; sondern es sollen hauptsächlich nur die verschiedenen Unterarten des biologischen Versuchs charakterisirt und durch Beispiele verständlich gemacht werden.

Die Physiologen machen schon lange Versuche, um die Erhaltungsfunktionen des erwachsenen Individuums, sowie allerhand Reaktionen, welche auf Reize: auf elektrische, thermische, chemische und mechanische Reize rasch wechselnde Gestaltungen produciren, zu ermitteln. Es ist bekannt, wie große Erfolge sie trotz vielfacher, zeitweilig untergelaufener Irrthümer mit diesem »physiologischen Experiment« gehabt haben, und wie viel an Einsicht in die normalen Lebensvorgänge wir ihnen bereits verdanken. In letzter

Zeit sind diese Versuche von ihnen auch auf den Embryo ausgedehnt worden; so wurde eine Physiologie des Embryo angebahnt (21). Aber man hat sich auch letzteren Falles wieder fast bloß auf die Erhaltungsfunktionen des jeweilig bereits Gebildeten beschränkt, unter fast gänzlicher Übergehung der Funktionen des Bildens, des Gestaltens. Die Erforschung dieser Funktionen wird von den modernen Physiologen, einige wenige Autoren rühmlich ausgenommen, den »Morphologen« (Anatomen und Zoologen) überlassen.

Ferner haben die Pathologen schon seit Langem fruchtbare Versuche am lebenden Organismus ausgeführt: das »pathologische Experiment«. Dieses wurde von ihnen natürlich zumeist angewandt, um die Erkenntnis der krankhaften Veränderungen zu fördern. So wurden die Reaktionen auf störende resp. zerstörende Einwirkungen: die Folgen der Embolie, also einer Art des Blutabschlusses, die Folgen der Einführung von Giften, Bakterien etc. studirt, um die durch diese Einwirkungen bedingten Störungen, Degenerationen etc. kennen zu lernen, oder andererseits, um die Ausgleichsvorgänge und Heilungsvorgänge, also die reparativen, progressiven Reaktionen zu erkennen. Dies letztere ist das Gebiet, welches, wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, auch für uns von direktester Bedeutung ist, da die vorkommenden progressiv gestaltenden, also Zellen und Gewebe bildenden Wirkungsweisen an sich nur die normalen sind, und bloß das Quantitative, Zeitliche und Örtliche dabei abnorm ist. Dazu kommen ferner diejenigen experimentell ermittelten sekundären Degenerationen, so wie viele andere sekundäre formale Veränderungen, welche auf Störung normaler gestaltlicher, z. B. trophischer Beziehungen zwischen den Theilen hinweisen. Hier ernten wir »Morphologen der normalen Gestaltung« auf einem Gebiete, welches großen Theils nicht für uns bebaut wurde; wir müssen nur zum Theil das Einerntens selber vornehmen. Aber die Ergebnisse unseres Stoppellesens auf diesem Gebiete sind überaus reiche und noch lange nicht erschöpft. Es finden sich leider bis jetzt nur Wenige, die sich an diesem Ernten betheiligen, die das zu Schlüssen auf das normale Gestaltungsgeschehen Verwendbare aus den pathologischen Ergebnissen auslesen und diese Verwendbarkeit aufweisen.

Früh schon, wenn auch nur ganz vereinzelt, sind bereits Versuche am Lebenden zu dem Zwecke gemacht worden, um »normale« Gestaltungsvorgänge als solche genauer kennen zu lernen, mehr als es durch die direkte Beobachtung des normalen Gestaltens und durch die Besichtigung verschiedener, durch Tödtung

fixirter Stadien dieses Geschehens möglich ist. Sie repräsentiren die erste Abtheilung des zur Erforschung des Normalen verwendeten »morphologischen Experiments«.

Wir erinnern hier an die berühmten Versuche aus dem Jahre 1742 von DUHAMEL, sowie seiner Nachfolger OLLIER, FLOURENS, GUDDEN, JUL. WOLFF u. A., über die Lokalisation des Knochenwachsthum, die angestellt wurden, um zu ermitteln, ob die Knochen durch (äußere resp. innere) Auflagerung (durch Apposition) auf den bereits vorhandenen Knochen oder durch Einlagerung neuer Knochenheile in die bereits vorhandene Substanz also interstitiell wachsen.

Der Zweck war also, die Lokalisation des Knochenwachsthum festzustellen. Das war eine schöne, aber leider ziemlich vereinzelt gebliebene morphologische Versuchsreihe des »formal-analytischen« Versuchs.

Andere Versuche bezogen sich auf die Transplantation (HUNTER), und die Regeneration. Es war letzteren Falles die Absicht, beschreibend zunächst die groben Thatsachen und später die feineren normalen Gestaltungsvorgänge der Regeneration möglichst genau festzustellen (NUSSBAUM, BARFURTH, BALBIANI u. A.). Sie bezogen sich jedoch bloß auf die Vorgänge als äußere und innere Formwandlungen, also nur auf die formale Analyse dieser Vorgänge, nicht aber auf die Ursache derselben; darum gehören auch sie zum formal-analytischen Experiment.

Diese Versuche bringen uns aber schon der ursächlichen Kenntnis nahe, oder wenigstens näher, indem wir durch sie die Stätten des direkt gestaltenden Geschehens und damit zum Theil auch die »Örtlichkeit der Ursachen« desselben kennen lernen. Hierher gehören auch die schönen Versuche von NUSSBAUM, A. GRUBER, BALBIANI, HOFER u. A. über die Nothwendigkeit des Kerns zu der Gestaltung und Regeneration der Protisten u. dgl.

Direkt auf die speciellen »Ursachen« der Gestaltung bezügliche: »causal-analytische« Experimente sind dagegen bis vor wenigen Jahren nur spärlich und ganz vereinzelt bekannt geworden. Vielleicht werden nunmehr noch eine ganze Reihe einzelner bezüglicher Arbeiten aufgefunden, da es üblich und nützlich ist, dass nach jeder Aufstellung von etwas dem generellen Zeitbewusstsein Neuen seitens der mehr historisch als produktiv veranlagten Autoren eine sorgfältige litterarische Nachlese nach früheren Spuren davon veranstaltet wird. Was bis jetzt von bezüglichen Experimenten bekannt geworden ist, stammt, wie oben schon erwähnt, wesentlich als Nebenprodukt von

den Versuchen der Pathologen her. Der Antheil der sog. normalen Anatomen sowie der Zoologen war ganz vereinzelt.

Hier ist zunächst der bereits in den Jahren 1857 und 1858 von dem Anatomen LUDWIG FICK (22) angestellten Versuche über die Ursachen der Knochenformen zu gedenken. Dieser Autor exstirpirte jungen Thieren die Kaumuskeln einer Seite, ein Auge, um die folgenden Abänderungen der Knochenformen zu erkennen. Die Versuche fielen indess in eine noch nicht genügend vorbereitete Zeit; denn die Histologie des Knochens war damals noch nicht weit genug ausgebildet. So konnte der Autor seine Versuche trotz vielen Scharfsinnes im Speciellen noch nicht richtig deuten; von weiterem eigenen Forschen rief ihn ein früher Tod hinweg. Später folgten Versuche von GUDDEN und Anderen über sekundäre Aplasie z. B. von Gehirn und Rückenmarkstheilen junger Thiere nach Ausschneidung der zugehörigen peripheren Organe etc.; ferner Versuche über kompensatorische Hypertrophie von Organen, wie der Nieren und Gefäße RIBBERT, NOTHNAGEL u. A.).

Hierbei handelt es sich um die Ursachen der Wachstumsgröße, um zurückbleibendes oder verstärktes Wachsthum bereits angelegter, ja bereits differenzirter und weit ausgebildeter Organe; sie lehrten uns wichtige Komponenten kennen, von denen die normale Wachstumsgröße abhängig ist.

In früher Zeit wurden auch schon Versuche am Ei und an frühen Stufen seiner Entwicklung gemacht. VALENTIN, LEUCKART, SCHROHE begannen mit einzelnen Versuchen; dann folgten die zahlreichen Versuche von DARESTE, PANUM, L. GERLACH, PRÉVOST, DUMAS, LOMBARDINI, MAGGIORANI, A. RAUBER u. A. über die Produktion künstlicher Missbildungen durch Versetzen des Eies in abnorme äußere Bedingungen etc.¹⁾. Sie haben uns die im damaligen Stadium der Wissenschaft wichtige Erkenntnis gebracht, dass durch äußere Momente, wie Erschütterung, einseitige Erwärmung, Beschränkung des Luftzutrittes etc. überhaupt Missbildungen hervorgerufen werden können, dass also die embryonale Bildung künstlich gestört und alterirt werden kann, und dass damit nicht gleich alle Lebensthätigkeit aufhört, sondern dass viele Bildungsvorgänge noch weiter gehen können.

Genauere Einzelkenntnisse über die Ursachen oder auch nur

¹⁾ Genaueres über diese Versuche findet sich in: LEO GERLACH, Die Entstehung der Doppelbildungen bei den höheren Wirbelthieren (Stuttgart 1882), auf pag. 90—115 berichtet.

über den Sitz der Ursachen der Bildungsvorgänge sind durch diese Versuche von ihren Autoren nicht abgeleitet und damals, von der Absicht, künstliche Doppelbildungen zu produciren, abgesehen, wohl überhaupt noch nicht erstrebt worden, obschon einige Versuchsergebnisse bereits in dieser Weise verwerthet werden können.

Die DARWIN'sche Zeit war, außer den Züchtungsversuchen, experimentellen Forschungen unserer Art nicht günstig, weil sie so viel neues Licht über andere Verhältnisse verbreitete, dass fast alle jugendlichen Kräfte sich dieser Art der Forschung widmeten, einer Forschung, die wesentlich auf der Verwendung der allgemeinen Principien der Vererbung und Anpassung beruhte und ontogenetisch vorzugsweise mit dem biogenetischen Grundgesetz, resp. mit Störungen desselben (Cänogenesis) arbeitete.

Gleichwohl warf ein junger vergleichender Anatom, G. BORN (24), gegen Ende der siebziger Jahre die Frage nach den Ursachen der Bestimmung des männlichen und weiblichen Geschlechts auf und nahm ihre experimentelle Prüfung energisch in Angriff. Aber trotz der von ihm und danach auch von E. PFLÜGER aufgewandten Mühe und Sorgfalt und trotz mancher sonstiger interessanter Ergebnisse ihrer Versuche mussten die Autoren erkennen, dass sie eine Frage in Angriff genommen hatten, die der Lösung noch widerstand. Meiner Meinung nach war dies deshalb der Fall, weil wir noch nicht so weit waren (und NB. auch noch lange nicht so weit kommen werden), um einen derartigen Vorgang in seine wahren Komponenten analysiren zu können.

Danach habe ich in den achtziger Jahren die Forderung nach genauerer Kenntnis der Ursachen, der ursächlichen Wirkungsweisen der einzelnen Entwicklungsvorgänge des Individuums, als sie die direkte Beobachtung des normalen Geschehens und die vergleichende Forschung gewähren können, aufgestellt.

Um dieser Forderung zu entsprechen, musste der »causal-analytische Versuch« nicht bloß gelegentlich, sondern methodisch angewendet werden. Ich versuchte daher erstens den experimentellen Eingriff bestimmt zu lokalisiren, um den Effekt auf die Änderung bestimmter Theile beziehen zu können. Aus dieser Forderung ergab sich das bestimmt lokalisirte Experiment am Ei und Embryo. Es musste aber ein entsprechender Effekt auch wirklich eintreten und von uns genau erforscht werden. Dies war bei einigen bereits von früheren Forschern angestellten Versuchen nicht der Fall gewesen.

So hatte LEO GERLACH durch specielle Lokalisierung der, von DARESTE und PANUM in allgemeiner Weise angewandten, Firnissung des Hühnereies künstliche Doppelbildungen hervorzubringen beabsichtigt; er glaubte auch in der That, solche hervorgebracht zu haben, erkannte dies aber später selber als Irrthum (s. 1, Bd. II. pag. 517). Mir war es von vorn herein als unmöglich erschienen, die Diffusion von der Eischale aus derartig gegen den Keim hin zu lokalisieren, dass das Wachsthum so kleiner Theile von da aus entsprechend lokalisiert werden könnte. Außerdem aber hielt ich die bei diesem Experiment als Voraussetzung angenommene Wirkungsweise, dass die Anlagestelle der embryonalen Achsentheile und die Anlage dieser Theile selber durch die Sauerstoffzufuhr bewirkt werde, nicht für zutreffend (s. 1, Bd. II. pag. 323). Ebenso hatte A. RAUBER (25) einen solchen Versuch beabsichtigt, indem er gegen den Keimring von Forelleneiern einen Stift andrückte; auch er glaubte irrthümlicher Weise dadurch eine Doppelbildung hervorgebracht zu haben.

Nach früher (während meiner Studienzeit im Jahre 1874) angestellten anderen Versuchen an Hühnereiern (s. 1, Bd. II. pag. 153) wandte ich zuerst im Jahre 1882 den »bestimmt lokalisierten Anstich des Eies«, später die Tödtung ganzer Furchungszellen mit der heißen Nadel, außerdem, auf späterer Stufe der Entwicklung, das Aufschneiden der Blastula, Gastrula und des jungen Embryo, sowie das Ausschneiden von Stücken des letzteren an. Die Lokalisation des Eingriffes am Ei resp. am Embryo wurde auf eine Zeichnung des Gebildes eingetragen und der Gang der Entwicklung der so beeinflussten Eier wurde theils durch äußere Besichtigung, theils durch Mikrotomirung vieler Eier, welche nach möglichst gleichen Eingriffen auf verschiedenen Stadien der Entwicklung aufgehoben waren, beobachtet. Daher konnte auch die Reihe der formalen Folgen des Eingriffes ermittelt und direkt auf den Eingriff bezogen werden, wodurch zunächst eine Orientirung über die Natur einiger Hauptprobleme der embryonalen Entwicklung gewonnen wurde. Außerdem wurden im Jahre 1883 durch andere Versuche auch einige specielle Fragen von mir in Angriff genommen, so die Fragen nach der Zeit und Ursache der Richtungsbestimmung der Medianebene des künftigen Embryo im Ei. In demselben Frühjahr stellte PFLÜGER seine bekannten Versuche über die Wirkung der Schwerkraft auf das Ei an, mit welchen er zugleich eine neue wichtige Versuchsmethode, die künstliche Zwangslage des Eies, einführte.

Seit dieser Zeit sind die causal-analytischen morphologischen Versuche in der embryologischen Forschung zu sehr verbreiteter Anwendung gekommen; dies theilweise auch bei Forschern, welche nicht die Absicht aussprachen, Entwicklungsmechanik treiben zu wollen, letztere aber gleichwohl förderten. Wir erinnern promiscue an die bedeutenden experimentellen Arbeiten von G. BORN, D. BARFURTH, CHABRY, M. NUSSBAUM, BR. HOFER, A. GRUBER, H. DRIESCH, K. FIEDLER, C. HERBST, E. G. BALBIANI, T. H. MORGAN, BOVERI, O. SCHULTZE, G. WOLFF, P. MITROPHANOW, SEELIGER, J. LOEB, R. ZOJA, A. HERLITZKA, U. ROSSI, H. E. CRAMPTON, E. B. WILSON, H. ENDRES, W. W. NORMAN, C. B. DAVENPORT u. A. Daneben sind zugleich auch die anderen Arten des morphologischen Experiments erfreulicher Weise wieder mehr in Aufnahme gekommen.

Da der causal-analytische morphologische Versuch für die Entwicklungsmechanik, für die Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen, die ihr eigene spezifische Forschungsmethode darstellt, obschon sie auch die Ergebnisse aller anderen Experimente, sowie der vergleichenden und deskriptiven Forschungen möglichst für sich verwerthet und ihrer bedarf, so haben wir nun nach dem eigentlichen Wesen dieses Versuchs zu fragen.

Das Wesen des causal-analytischen morphologischen Versuchs besteht darin, dass eine einfache oder komplexe ursächliche Komponente (oder auch eine eng verknüpfte ganze Gruppe solcher Komponenten) des organischen Gestaltungsgeschehens verändert wird, und dass wir einerseits sowohl die dadurch bewirkte Abänderung des normalen Gestaltungsgeschehens vollständig beobachten, wie andererseits auch die von uns abgeänderten ursächlichen Komponenten wenigstens so weit ermitteln, um die Änderungen der Gestaltung auf diese Ursachen beziehen zu können.

Um einen solchen Versuch anzustellen, ist Mancherlei zugleich erforderlich. Dazu gehört zunächst, dass bei allen Wiederholungen desselben Versuchs nach Art und Ausdehnung ganz die gleichen Ausgangsänderungen von uns vorgenommen resp. hervorgebracht werden; was häufig sehr schwer zu erreichen wie zu kontrolliren ist.

Zweitens ist diese Ausdehnung und Art der durch unsere Einwirkung veranlassten Änderung von Gestaltungsursachen sicher zu ermitteln; dies ist oft gleichfalls eine sehr schwierige Aufgabe. Durch letzteres wird der Versuch erst zu einem bestimmten, auf eine bestimmte, also uns bekannte Ursache zu beziehenden und damit erst zu einem analytischen, das heißt zu einem Versuch,

der zu einer Analyse des normalen Gestaltungsgeschehens in seinen einzelnen ursächlichen Wirkungsweisen führen kann.

Letzteres ist jedoch erst dann der Fall, wenn, drittens, die Folgen dieser Einwirkung richtig und vollständig ermittelt worden sind; wiederum eine oft sehr schwierige Aufgabe. Diese Aufgabe ist meist nicht durch die in der deskriptiven Forschung gebräuchliche »Konservierung von Entwicklungsstadien« in genügendem Maße zu erreichen; sondern sie macht außerdem kontinuierliche Beobachtung nöthig.

Um alle diese Aufgaben zu lösen, sind häufig sogar Variationen, und zwar sehr weitgehende Variationen des Versuchs nöthig. Auch diese müssen bewusste, von uns gekannte sein, damit wir wieder die Änderungen des Resultates auf Änderungen des Eingriffes beziehen können. Das heißt also, es müssen oft, um ein Experiment richtig zu deuten, mehrere Experimente etwas verschiedener Art angestellt werden, damit ihre Deutungen sich gegenseitig kontrolliren und sichern.

Haben wir von vorn herein, also schon beim Beginne des Versuchs eine gestaltliche Komponente im Auge, die wir abzuändern streben, so ist der Versuch ein »analytisch geplanter«. Dabei ist uns also die abzuändernde Komponente schon als solche bekannt, oder sie wird wenigstens vermuthet. Aus unserer Absicht und unserem Bestreben folgt aber keineswegs, dass die Ausführung des Versuchs auch wirklich gerade diese Komponente trifft; wir können oft nicht erreichen, dass die Einwirkung sie vollständig, sie allein, ja manchmal kaum, dass sie sie überhaupt trifft. Ob dies wirklich geschehen ist, muss erst entsprechend dem obigen zweiten Erfordernis sorgfältig geprüft und ermittelt werden.

Gelingt es uns wirklich, die Folgen unseres Eingriffes auf die richtigen, also auf die wirklich abgeänderten ursächlichen Komponenten zu beziehen, somit die Gesamtheit der bei der Einwirkung beteiligten Komponenten zu ermitteln und ihren Antheil an dem neuen Resultat richtig abzuschätzen, ohne den eventuellen Antheil anderer Komponenten zu übersehen, so ist der Versuch ein »analytisch durchgeführter«. Dies zu erreichen, muss das Ziel jedes causalen Versuchs sein. An nicht gelungener resp. überhaupt nicht versuchter »analytischer Durchführung« sind die bereits in früherer Zeit, von den auf pag. 275 genannten Autoren ausgeführten morphologischen Experimente am Ei und Embryo wenigstens in dem Sinne gescheitert, dass sie keine für die »exakte« causale Forschung verwendbaren Ergebnisse geliefert haben, obschon sie zur Rubrik der »causal-morphologischen Versuche« gehören. Sie stellen

keine ›causal-analytischen‹, sondern nur ›causal-unbestimmte‹ Versuche dar.

Das Ziel des analytischen Versuchs kann auch erreicht werden, wenn der Versuch von vorn herein nicht ›analytisch geplant‹ ist, sondern selbst, wenn bloß ein zunächst ›unbestimmter Versuch‹ beabsichtigt wurde. Dies kann in der Art geschehen, dass man statt im Voraus bestimmte Theile eines Eies oder Embryo abzuändern, die Eier resp. Embryonen einer allgemeinen, gleichmäßigen Änderung von Verhältnissen, z. B. der Änderung der Wärme (oder des Salzgehaltes, des Sauerstoffgehaltes etc.) des umgebenden Mediums aussetzt, sofern sich hierbei ergibt, dass durch diesen allgemeinen Eingriff in Wirklichkeit bloß einige ursächliche Komponenten abgeändert werden, und sofern es uns gelingt, diese zu ermitteln, und also den Erfolg auf die Abänderung dieser Komponenten zu beziehen. Der erste Versuch war also dabei gleichsam bloß ein Orientirungsversuch; die ›analytische Prüfung des Ergebnisses‹ machte ihn nachträglich zu einem analytischen. Bei solcher Prüfung müssen aber gewöhnlich selber wieder viele neue Versuche angestellt werden.

Es ist also zu einem analytischen Versuche nicht nöthig, dass er von vorn herein analytisch geplant war; sondern das analytische Versuchsstadium kann auch zu jeder späteren Zeit erst beginnen, sobald wahrgenommen wird, dass mit einer bestimmten, das heißt, uns ihrem Ort und ihrer Art nach bekannten Einwirkung bestimmte, das heißt immer dieselben und von uns ermittelten Folgen verknüpft sind; danach können dann beide, Einwirkung und Folgen, genauer ermittelt werden.

Hat man dagegen von vorn herein ein bestimmtes Ziel, die ursächliche Erforschung eines bestimmten Gestaltungs-›Vorganges‹ im Auge, dann muss man auf Mittel sinnen, diesem speciellen Zwecke nahe zu kommen; dann muss man von vorn herein analytisch planen; und es ist die Hauptsache, die wirklichen (nicht bloß die vermuthungsweise) diesen Vorgang bestimmenden Ursachen aufzufinden. Bei diesem Aufsuchen muss dann zumeist nach dem oben mitgetheilten analytischen Schema verfahren werden; es sind zunächst die Ursachen der Zeit, des Ortes und eventuell der Größe des Geschehens zu ermitteln, ehe die Erforschung der Ursachen der Qualität des Vorganges mit Erfolg in Angriff genommen werden kann (Beispiel s. 1, Bd. II. Nr. 16, 20 und 21).

Um nun einen solchen analytischen Versuch planen zu können, muss ihm nothwendig das analytische Denken voraus-

gegangen sein; und um ihn als solchen durchführen zu können, muss dieses Denken ihn stetig, das heißt in jeder Phase des Versuchs und bei jeder einzelnen Beobachtung begleiten.

War die Voranalyse und die auf sie gegründete heuristische causale Hypothese falsch, so wird auch die erste In-Angriff-Nahme in Bezug auf den speciellen Zweck des Versuchs eine falsche sein. Das schließt aber noch nicht aus, dass der Versuch selber nicht nachträglich doch ein »analytischer« wird, nämlich dann, wenn es durch sorgfältige Beobachtung, durch erneute analytische Prüfung und durch entsprechende Variationen des Versuchs gelingt, die bei dem Versuchsergebnis beteiligten Komponenten aufzufinden, und ihren Antheil an der beobachteten, vom Normalen abweichenden Wirkung richtig zu beurtheilen.

Das analytisch durchgeführte, also das gelungene »analytische, causal-morphologische Experiment« ist der Zauberstab, mit dem Licht in viele jetzt dunkle und Vielen sogar unerforschlich scheinende Geheimnisse der bildenden organischen Natur gebracht werden wird. Und die wenigen bis jetzt, sei es zufälliger Weise oder in Folge strenger Durchführung gelungenen solchen »causal-analytischen« morphologischen Versuche sind es, denen wir das Wesentliche unserer jetzigen speciellen ursächlichen Einsicht in die Vorgänge der organischen Gestaltung verdanken¹⁾.

Es wurde schon angedeutet, dass das Ziel eines analytischen Experiments oft nicht gleich vollkommen erreicht werden kann, dass der Experimentator sich sowohl über den unmittelbaren Wirkungsumfang eines vorgenommenen Eingriffes, wie über die wesentliche, durch ihn veränderte Komponente zunächst täuscht; und dass trotz beabsichtigter gleicher Wiederholungen doch verschiedene Einwirkungen vorkommen; alsdann wird auch der Erfolg bei den einzelnen Versuchen am gleichen Objekt verschieden ausfallen. Nicht selten werden daher öftere, ja jahrelange, wohldurchdachte oder auch zufällig in günstigerer Weise variierte Wiederholungen der Versuche nöthig sein, bis eine Versuchsanordnung gefunden wird, bei welcher konstante Resultate sich ergeben; womit dann auch für richtige Folgerungen aus den Resultaten wenigstens der Grund gelegt ist. Trotzdem

¹⁾ Jüngst sind zwei werthvolle, eng an unsere Richtung sich anschließende Werke erschienen: C. B. DAVENPORT's »Experimental morphology« und soeben THOM. H. MORGAN's: »The development of the frog's egg, an introduction to experimental embryology«, welche verschiedene Abtheilungen des biologischen Experiments zusammenfassen.

werden Irrthümer auch dann noch nicht ausbleiben; und durch neue andersartige Versuche wird oft die Bedeutung früherer Versuche geändert werden, und Nachprüfungen der letzteren durch neue Variationen derselben werden sich in Folge dessen als nöthig erweisen.

Wir wollen uns das Wesen solches causal-analytischen Versuchs an einem bis ins Specielle verfolgten Beispiele noch etwas klarer machen und dazu ein Beispiel nehmen, welches einen von unserem Gegner HERTWIG angefochtenen Fall betrifft.

Nachdem durch meine ersten, im Jahre 1882 begonnenen Anstichversuche am Froschei ermittelt worden war, dass durch den dadurch bewirkten Defekt am Eimaterial und durch die Störung der Anordnung des Materials keine neuen Arten von Bildungen veranlasst werden, sondern dass im Gegentheil normal gestaltete Embryonen mit bloß lokalen Defekten und lokalen Störungen entstehen (1, Bd. II. pag. 180), strebte ich zu ermitteln, ob jede der beiden ersten Furchungszellen des Eies, von denen die eine ihrer Lage und ihrem Materiale nach der rechten, die andere der linken Körperhälfte des späteren Embryo entspricht, für sich allein auch die Kräfte also Wirkungsfähigkeiten! zur Bildung eben dieser Körperhälfte enthält, oder ob im Gegentheil das Zusammenwirken beider Hälften zur Entwicklung des Embryo nöthig ist.

Ich suchte daher die eine von beiden Zellen durch Anstich mit einer heißen Nadel ganz zu tödten und so diese, allerdings an sich sehr komplexe Komponente des Entwicklungsgeschehens ganz aus diesem Geschehen auszuschalten. Dieser analytische Versuch gelang oft recht gut; und es zeigte sich, wie wohl genügend bekannt ist, daß aus der überlebenden der beiden ersten Furchungszellen ein rechter resp. linker halber Froschembryo hervorging. Die Methode dieser Versuche ist von mir in allen wesentlichen Theilen angegeben worden.

HERTWIG hat dann einige Jahre später diese Versuche nachzumachen versucht; aber im Gegensatz zu mir hat er bei seinen Versuchen angeblich das Resultat erhalten, dass aus einer der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies nach Tödtung der anderen stets ein ganzer wohlgebildeter Embryo mit nur einigen kleinen Störungen resp. Defekten am hinteren Körperende entstand. Größer können die Gegensätze der Ergebnisse nicht gut sein. Woran lag diese Verschiedenheit? Daran, dass HERTWIG's Nachversuche nicht analytisch angestellt, durchgeführt und gedeutet waren; denn er hatte die andere Furchungszelle nicht ganz ausgeschaltet; sondern in dem Maße als mehr denn ein halber Embryo gebildet worden war, hatte (wie man unmittelbar aus

seinen Abbildungen ersehen kann) auch mehr als die Hälfte des Eies dazu Verwendung gefunden. Diesen Thatbestand hat HERTWIG übersehen. Weil er mit der heißen Nadel in die eine Zelle hineingestochen hatte, hat er ohne Weiteres angenommen, dass dasjenige, was danach entstand, nur von dem Material der nicht operirten Furchungszelle herstamme; obschon die Massenverhältnisse das Gegentheil zeigten, und obschon ich eingehend die oft sehr früh schon, nämlich bereits nach den ersten Furchungen der normalen Hälfte erfolgende Mitverwendung von Material der operirten Eihälfte geschildert hatte.

O. HERTWIG hat überhaupt bei seinen Nachversuchen die Beobachtung und Prüfung aller derjenigen Momente unterlassen, die nöthig sind, um den Versuch zu einem analytischen zu machen. Erstens hat er nicht bald nach der Operation, sowie am Tage danach sich überzeugt, dass wirklich eine ganze Eihälfte und zwar die ganze, der operirten Furchungszelle entsprechende Eihälfte an der Entwicklung unbetheiligt blieb. Da wir den Effekt der Nadel nicht genau genug mit der Hand reguliren können, muss und kann aber auch die nachherige baldige und wiederholte prüfende Auslese aus den vielen operirten Eiern diesen Mangel ausgleichen.

Es kommt ferner vor, dass die Wirkung der heißen Nadel sich an einer Stelle etwas auf die andere Furchungszelle erstreckt; und man erhält in Folge dessen manchmal Embryonen, die erheblich weniger als eine Hälfte darstellen, indem besonders an der Bauchseite und hinten ein Defekt ist (der Mechanismus der Entstehung dieser Art von Defektbildung ist erst noch zu erforschen). Andererseits ist es sehr häufig, dass die operirte Furchungszelle nicht in toto unverwendbar gemacht worden ist¹⁾ und daher manchmal sehr frühzeitig mit in

¹⁾ Es ist am Anfang der Laichperiode sehr schwer, eine der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies ganz zu tödten, ohne die andere Zelle mit zu schädigen. Leichter gelingt dies am Ende der Laichperiode, also zu einer Zeit, in der viele Eier schon etwas gelitten haben. Und bei den letzten noch entwicklungsfähigen Eiern der im Laboratorium getrennt aufbewahrten brünstigen Frösche, also bei starker Verzögerung der Laichung, entstehen sogar nicht selten durch spontanes Absterben einer der beiden ersten Furchungszellen die schönsten Hemiembryonen ganz ohne unser Zuthun; operirt man in diesem Stadium, so erhält man sehr viele reine und alte Halbbildungen, da die zersetzte andere Eihälfte nur durch den sehr langsamen »dritten« Reparationsmodus und daher erst spät und nur unvollständig mit in Verwendung gezogen werden kann.

Es sei noch erwähnt, dass es mir auch gelungen war, durch Postgeneration der zuerst gebildeten Halbbildungen, und zwar selbst ohne Verwendung von Material der anderen Eihälfte, »nachträglich« ganze Embryonen, somit aus bloß halben Eiern entstehen zu lassen (1. Bd. II. pag. 797).

Verwendung gezogen wird, so dass sich ein Theil derselben bloß einige Stunden später furcht als die andere Eihälfte. Durch Kombination dieser beiden Versuchsmängel ist es bedingt, dass man manchmal Bildungen erhält, die eine Zeit lang halbe oder wenig mehr als halbe Embryonen darstellen, welche aber nicht mit der Medianebene abschneiden, sondern welche z. B. beide Medullarwülste (somit auf der dorsalen Seite zu viel) haben, während auf der Bauchseite zufällig ein, annähernd oder ganz entsprechend großes Stück fehlt, wodurch sie sich deutlich von den bloß aus einer Furchungszelle abstammenden Halbbildungen unterscheiden.

Weiterhin grenzen sich HERTWIG's »fast ganze Embryonen« mit ihrem äußeren Keimblatt auch nicht gegen die an der Entwicklung nicht betheiligte Dottermasse ab; sondern so weit mehr vorhanden ist, als zum halben Embryo gehört, umschließt der Ektoblast die zweite Eihälfte, liegt somit auf der äußeren, also freien, gegen die Gallerthülle des Eies gewendeten Oberfläche des nicht in Zellen zerlegten Dotters: wieder ein Beweis, dass das Plus des Ektoblast nicht der ersten, sondern der zweiten Eihälfte zugehört. Alle diese Verhältnisse, deren Erkennung und richtige Deutung das analytische Wesen des Versuchs ausmachen, hat HERTWIG bei seinen Nachversuchen übersehen und auch in seiner jetzigen Schrift, trotz meiner ihm darüber bereits gemachten Vorhaltungen, nicht zu würdigen vermocht.

So ist denn statt des von mir ausgeführten analytischen Versuchs über die Frage, was eine von der Natur selber abgegrenzte Eihälfte für sich allein zu bilden vermag, von HERTWIG bloß mein allererster Orientirungsversuch nachgemacht worden, ohne dass HERTWIG diesen fundamentalen Unterschied bemerkt hätte. Sein Ergebnis war dem entsprechend ganz dasselbe als bei meinem Orientirungsversuch: nach lokalen Defekten am Ei können wohlgebildete, fast ganze und nur mit einem lokalen Defekte behaftete Embryonen entstehen¹⁾.

¹⁾ Außer diesem missglückten Nachversuch hat HERTWIG, wie vorher viele deskriptive Beobachtungen Anderer, in letzter Zeit auch mehrere Versuche von anderen Autoren und von mir nachgemacht, so die Anwendung der Platten- und Röhrenpressung, der SCHULTZE'schen Umkehrung, der Salzlösungen und der Centrifuge auf Eier, zuletzt an anderem Materiale BORN's Verwachsungsversuche. Davon sind ihm einige, die sich in einfacheren Verhältnissen bewegen, besser geglückt; aber auch bei ihrer Durchführung und Deutung macht sich der Mangel »causalen, analytischen Denkens« Fehler bildend bemerkbar.

Gleichwohl bezeichnete HERTWIG auf Grund seiner Versuche meine Angaben als falsch, indem er behauptete, ich hätte, wie er, ganze Embryonen nur mit vielleicht etwas größerer Störung der Organanlagen auf der einen Hälfte gehabt als er; er that dies, obschon mitgetheilt worden war, dass bei vielen meiner Eier der Dotter der ganzen zweiten Eihälfte zersetzt und gar nicht in Zellen zerlegt war, wie ich dies auch abgebildet und auf mehreren Versammlungen (Naturforscher- und Anatomenversammlungen) demonstriert habe.

Da HERTWIG versäumt hatte, genügend oft (auch Nachts) zu beobachten, um den wirklichen formalen Bildungsgang seiner Embryonen zu kennen, behauptete er, die von mir beschriebene Post-generation, welche den halben Embryo nachträglich ergänzen kann, existire gleichfalls nicht, sie existire ebenso wenig, wie nach seiner Meinung die halben Embryonen.

Man muss also bei einem analytischen Versuche streng prüfen, ob er in seiner Anstellung, Durchführung und Deutung auch wirklich ein analytischer ist, d. h. ob wirklich bloß diejenigen Komponenten, auf deren Änderung wir die Änderung des gestaltenden Geschehens beziehen, ganz aufgehoben resp. allein geändert waren; ob nicht vielmehr zugleich noch andere Komponenten des Geschehens aufgehoben oder alterirt worden sind. Das ist nicht immer, ja wohl nur selten in so vollkommenem Maße direkt zu erkennen, wie in dem hier als Beispiel aufgeführten Versuche. Nicht selten werden wir daher erst später einsehen, dass ein Versuch, den wir als analytisch durchgeführt und gedeutet beurtheilt haben, es doch nicht ganz gewesen ist.

Diese Vermuthung ist auch für den soeben erörterten Versuch noch nachträglich aufgetaucht, wie zur Vervollständigung und zur Belehrung über die auf unserem Gebiete bestehenden Schwierigkeiten noch näher mitgetheilt sei.

Bei den Anstichversuchen mit der heißen Nadel an Froschiern tritt überhaupt nur wenig Dotter aus dem Ei aus (wenn $\frac{1}{2}$ des Eidotters oder mehr austritt, sterben nach meinen Erfahrungen die Froscheier ab). Es liegt also neben der unverletzten Zelle die Masse der angestochenen Zelle, nur um Weniges vermindert; und beide Massen werden durch die enge, sie gemeinsam umschließende Dotterhaut gegen einander gepresst. Die bestenfalls ganz todte Eihälfte wirkt daher doch noch etwas abplattend auf die lebende Hälfte. Mannigfache neuere schöne Versuche von DRIESCH, ZOJA,

T. H. MORGAN u. A. haben nun ergeben, dass die abgeplattete Gestalt, die »Halbeigestalt« der Furchungszelle als ein wesentliches Moment für die erste Auslösung der Bildung eines halben Embryo aus dieser Furchungszelle anzusehen ist, wenn auch danach (also nach der Auslösung) die ganze Halbentwicklung selber »selbständig« stattfindet; letzteres bedeutet: es werden Tausende von Einzelheiten nur bloß einer Körperhälfte entsprechend gebildet, ohne dass irgend eine weitere gestaltende Einwirkung von der anderen Eihälfte her nöthig wäre, im Gegensatz zu HERTWIG's Behauptung, dass die Entwicklung nur unter steter gestaltender Zusammenwirkung aller Theile des Ganzen, also auch nur zu einem Ganzen vor sich gehen könne.

Ich habe damals in meiner ausführlichen Mittheilung des Jahres 1888 (s. 1, Bd. II. pag. 451) bereits die »halbkugelige Gestalt« des Dottermaterials und deren einstellende Wirkung auf die eventuell verschiedenen Kernbestandtheile als eventuelle Ursache der Produktion der Halbbildung mit in Erwägung gezogen; doch sprach zu jener Zeit noch keine Erfahrung für eine solche Wirkung. Auch ist, was meine Opponenten übersehen haben, die Nothwendigkeit dieser abplattenden Wirkung der todten Hälfte für die Bildung der halben Froschembryonen nicht erwiesen. Denn ich beobachtete, dass nach Herausspülung des Inhalts der einen von beiden Furchungszellen aus der Eihülle, die andere Zelle noch kurze Zeit ihre Abplattung etwa ebenso weit behielt, wie eine isolirte Seeigelblastomere, die sich zu einer Semiblastula entwickelt. Selbst wenn sich die Froscheizelle noch etwas mehr gerundet hätte, so wäre noch nicht erwiesen, dass dieser Grad der unvollkommenen Abrundung schon genügte, um statt einer Halbbildung sogleich eine Ganzbildung »auszulösen«.

Bei diesem Versuche platzt nach wenigen Sekunden stets die ganz isolirte erste Froschblastomere in der Nähe der Mitte der früheren Trennungsmembran beider Zellen auf, wohl weil die Membran an dieser Stelle noch nicht fest genug gebildet ist. Wenn somit auch vielleicht die »Anwesenheit« der todten Eihälfte nicht zur Erhaltung derjenigen abgeplatteten Gestalt nöthig ist, durch welche die Auslösung einer »Halbbildung« bedingt wird, da die Randtheile der Grenzlamelle schon fest genug sind, um diese Form genügend zu erhalten; so ist sie doch wenigstens eine kurze Zeit lang zur Leistung des Gegendruckes nöthig, um dem Aufplatzen der neugebildeten Grenzschiicht und damit dem Absterben

so lange vorzubeugen, bis letztere Schicht dick genug ist, um sich selber zu erhalten; welch letzteres beim Froschei eben erst während der nächsten Theilungen geschieht.

Man sieht, wie subtil die causalen Beziehungen sind, und wie vielseitige Versuche nöthig sind, bis das wahre Ergebnis eines anscheinend sehr gut gelungenen analytischen Versuchs bis in alle an ihm beteiligten Komponenten erkannt ist; auch ist bei der speciellen Deutung dieses Versuchs immer noch Vieles dunkel.

Über die Art des gleichfalls, und zwar durch besondere äußere Einwirkungen, möglichen Zustandekommens sofortiger Ganzbildung aus halben Froscheiern bestehen zur Zeit noch entgegengesetzte Auffassungen. Trotzdem einige Autoren bereits glauben, diese Versuche ganz richtig gedeutet zu haben, werden zur wirklichen Entscheidung darüber, durch welche Wirkungsweisen von Zelleib und Zellkern in sich sowie auf einander diese Bildungen hervorgebracht werden, noch überaus viele, zum Theil auf ganz anderen Gebieten angestellte Versuche nöthig werden; da die bestimmenden Verhältnisse hier durchaus innere, zum wesentlichen Theile unsichtbare sind, und da bei diesen Gestaltungen auch wohl verschiedene universelle Gestaltungsprincipien beteiligt sind.

Hätte aber je durch die Beobachtung des normalen Geschehens ermittelt werden können, dass die gestaltenden Wirkungsweisen und die Kräfte zur Bildung einer Körperhälfte in je einer der beiden ersten Furchungszellen enthalten sind? Dass die Gestalt und Anordnung des Dotters dieser Zellen bewirkt, ob eine Halb-, Ganz- oder Mehr-als-halb-Bildung entsteht? Wie hat sich die frühere Generation vergeblich über die Ursachen der Doppelbildungen abgemüht, von denen wir jetzt viele Arten und zwar auf verschiedene Weise (z. B. primär: von vorn herein oder sekundär: unter Betheiligung von Postgeneration) künstlich hervorbringen können?

In Folge aller der erwähnten Schwierigkeiten ist auch ein erheblicher Theil der zur Zeit im Interesse der Entwicklungsmechanik angestellten Versuche noch nicht in die Rubrik des »analytischen Versuchs« im vollen, oben definirten Sinne gehörig aufzufassen; ganz abgesehen davon, dass manche Experimentatoren dies überhaupt nicht erstrebt haben, sondern nur »unbestimmte« Versuche, also Versuche ohne speciellen analytischen Zweck, und ohne analytische Durchführung anzustellen beabsichtigten, ähnlich wie solche früher schon von DARESTE und PANUM u. A. angestellt wurden. Dahin gehört zum Theil die neuerdings wieder in Aufnahme gekommene, aber nunmehr

genauere Ermittlung der gestaltenden Folgen der »gleichmäßigen« Abänderung allgemeiner äußerer Umstände, wie die Bebrütung bei etwas subnormaler Temperatur, die Prüfung der Wirkung von partiellem Sauerstoffmangel, von Kohlensäureanhäufung, von Salzlösungen als Medium statt reinen Wassers etc., in so weit es dabei noch an der genügenden Analyse der Ergebnisse bis auf die geänderten speciellen gestaltlichen Komponenten fehlte; was allerdings bei solchen Versuchen, die meist mehrere »Komponenten« zugleich ändern, auch recht schwierig sein kann.

Doch können durch Variationen der Versuche, durch sehr sorgfältige Verfolgung der Änderungen und durch scharfsinnige Deutung die besonderen Folgen dieser verschiedenen Faktoren zum Theil ermittelt werden. Wir erinnern hier an die wichtigen Folgerungen, welche CURT HERBST (20) aus seinen Lithiumlarven der Seeigel gezogen hat. Es ist sehr zu bedauern, dass der Autor diese von ihm mit so schönem Erfolge angewandte und zum Theil bereits bis zur analytischen Methode durchgeführten, und daher weitere reiche Ergebnisse versprechenden Versuche vorzeitig, das heißt, bevor diese Ernte von ihm eingeheimst ist, verlassen hat.

Dass man auch bei Abänderung allgemeiner Umstände, wie des ganzen das Ei direkt umgebenden Mediums rein zufälliger Weise zu einem analytischen Versuch kommen kann, habe ich selber einmal erfahren. Die Räume der alten Anatomie zu Breslau, in denen ich arbeitete, waren so feucht, dass ich bei meinen Anstich- und einigen anderen Versuchen einen steten Kampf gegen die Verschimmelung der Eier zu führen hatte, damit die Eier nicht schon vor der Ausbildung der Medullarwülste abstarben. Nachdem sich gezeigt hatte, dass Karbolsäure auch bei Anwendung einer sehr schwachen Lösung und bei nur einmaliger Abspülung der Eier doch als tödliches Gift wirkte¹⁾, wandte ich im Frühjahr 1889 probeweise Lösungen von Borsäure zum Abspülen an. Danach beobachtete ich, außer einer geringen Schutzwirkung gegen Schimmelbildung, dass bei vielen Eiern die ganze Medullarspalte grau wurde und die Zellen derselben abfielen, bei zunächst normaler äußerer Beschaffenheit des übrigen Ektoderms. Die diffuse Einwirkung hatte also anscheinend

¹⁾ Die Gallerthüllen der Froscheier werden auch nach einmaliger Anwendung sehr schwacher Karbolsäurelösung zum Abspülen trotz häufigen Nachspülens mit reinem Wasser innerhalb 24 Stunden violett und danach allmählich dunkelbraun, so dass die Substanz der Gallerthülle ein sehr feines Reagens auf Karbolsäure darstellt.

nur eine einzige Organanlage, diese aber in toto zerstört, wie man es nicht schöner wünschen konnte. Der Versuch wurde daher nun sogleich absichtlich erneuert und durch Anwendung verschiedener Konzentrationen variirt, um Embryonen ohne Centralnervensystem zu erhalten und so zu erkennen, welche Organanlagen und Formbildungen bei diesem Defekte möglich seien. Die Medullarfurche wurde überwachsen und geschlossen. Bei der Mikrotomirung zeigte sich auch der Hohlraum des Rückenmarkkanals dicht mit abgestorbenen abgefallenen Zellen erfüllt; aber leider waren an der Wand neue Zellen entstanden, die ein neues Medullarrohr, wenn auch erst mit abnorm dünner Wandung, formirten, so dass unsere Hoffnung zu nichte geworden war. Immerhin zeigten jüngere und ältere Stadien noch manche andere interessante Befunde wie *Framboisia interna*, Hervorwachsen der Nasengruben statt nach innen, nach außen (Teleskopnase) (s. 1, Bd. II. pag. 887 Anm.).

Aus der großen Zahl der seit vielen Jahren angestellten biologischen Experimente sind es eben die wenigen, sei es durch Scharfsinn und Ausdauer, oder zufälliger Weise gelungenen analytischen Experimente, denen wir unsere bisherigen exakten Kenntnisse über die erhaltenden und gestaltenden Lebensvorgänge sowie über deren Ursachen verdanken.

In der Schwierigkeit, das Experiment am Lebenden zu einem analytischen zu machen, liegt der Grund von JOH. MÜLLER's reservirtem, ja abfälligem Urtheil über das Experiment am Lebenden, ein Urtheil, das von HERTWIG weit über Gebühr bewerthet und ausgedehnt wird.

Es ist mit dem Experimentiren ähnlich wie mit dem Schießen: das Schießen an sich, das Schießen ins Blaue ist sehr leicht, aber das Treffen eines bestimmten Zieles ist weniger leicht; letzteres ist aber die Hauptsache.

Meiner oben erwähnten Formulirung der Nothwendigkeit, dass dem analytischen Versuch das analytische Denken und auf Grund desselben die Aufstellung causaler Hypothesen vorausgegangen sein muss; und dass dieses Denken den Versuch in jeder Phase desselben und bei jeder Beobachtung begleiten muss, stellt HERTWIG in für ihn bezeichnender Weise heut zu Tage noch den Ausspruch JOHANNES MÜLLER's als selbstverständlich richtig und allgemein giltig gegenüber (pag. 82):

»Entweder experimentirt man ins Gerathewohl und fängt hinterher zu betrachten an; oder zum Wohl einer vorgefassten Meinung

wird so lange experimentirt, bis die Erfahrung, wie man sich auszudrücken pflegt, mit der Theorie zusammenstimmt.«

Das Letztere trifft allerdings bei HERTWIG's Anstichversuchen und ihrer Interpretation vollkommen zu; sonst hätte er nicht alle wesentlichen Momente dieses Versuchs übersehen können.

Für uns besteht eine solche Alternative, »vorher und nachher« nicht, sondern wir folgen darin einem anderen Ausspruch JOH. MÜLLER's: »Beobachten ist ja selbst die wichtigste physiologische Operation; was ist Beobachten Anderes, als das Wesentliche in den Veränderungen, das dem Beweglichen Immanente von dem Zufälligen zu trennen.«

Wenn man, wie ich forderte (s. o. pag. 224), »alle verschiedenen« Denkmöglichkeiten vorher erschöpft hat, um für alle die Augen offen zu haben, müsste man nach HERTWIG's Ausspruch also über dieselbe Sache das Verschiedenste, sich Widersprechende »finden«. Jeder erfahrene Experimentator weiß zudem, dass, selbst wenn man vorher alle Möglichkeiten des zu behandelnden Falles erschöpft zu haben glaubt, während der Prüfung am Objekt gewöhnlich eine große Anzahl neuer Möglichkeiten auftaucht, weil sich die Verhältnisse zum Theil als andere erweisen als wir sie uns vorher gedacht hatten. Man muss daher scharf beobachten, sofort das neu Erkannte denkend verarbeiten, um nach JOH. MÜLLER das Wesentliche desselben zu erfassen und es auf seine mögliche Bedeutung zu prüfen, damit man das operirte, sich vor unseren Augen entwickelnde Ei etc. auf die neu aufgetauchten Möglichkeiten hin neuerdings beobachten und eventuell die letzten Eier der Laichperiode für neue, der geänderten Sachlage angepasste Experimente verwenden kann, um nicht bis zur nächsten Laichperiode, also ein Jahr, mit der Weiterführung der Untersuchung warten zu müssen.

Was im einzelnen Momente bei dem raschen Ablauf der embryonalen Entwicklung übersehen oder verpasst ist, wenn z. B. ein für die Deutung des formalen Endergebnisses (welch letzteres wir ja meist fixirt aufbewahren können) wichtiges Zwischenstadium, weil es in die Nacht oder in die Mittagessenszeit fiel, nicht gesehen worden ist, oder weil man die besondere Bedeutung eines Zwischenstadiums nicht erfasst hat, ist bei unseren Untersuchungen oft im selben Jahre nicht wieder einzubringen; dies besonders deshalb, weil man nicht ahnt, dass inzwischen etwas für die Deutung Wichtiges geschehen war. Man muss also bei unseren Versuchen immer anwesend und immer frisch genug sein, um keine einzige, sei es auch anscheinend

nur kleine Besonderheit des Geschehens zu übersehen und das Beobachtete gleich auf seine spezifische Bedeutung zu prüfen.

Solche experimentelle Forschung ist daher nicht so angenehm wie die rein beschreibende und vergleichende Forschung, bei der man alle wichtigen Stufen konserviert vor sich liegen hat, die Beobachtung jeder Zeit abbrechen und wiederholen kann, und noch in letzter Stunde vor dem Abschluss einer Untersuchung Alles nochmals am vorliegenden Materiale zu prüfen, eventuell noch zuletzt eine neue wichtige Beziehung zu erkennen und das Ganze daraufhin umzuarbeiten vermag. In manchen Fällen ist solches ja auch bei unseren Untersuchungen möglich; doch ist es stets besser, man verfolgt auch den einzelnen Fall selber kontinuierlich, statt bloß verschiedene Stadien von demselben Experiment zu konservieren oder gar, wie HERTWIG nach seiner Angabe, durch den Präparator zu vorher angegebener Zeit fixieren zu lassen. In vielen unserer Versuche aber ist das, was in einem Moment des Geschehens verpasst oder nicht gleich als von Bedeutung erfasst worden ist, für lange Zeit verloren, zumal wenn solches in einem Stadium der Untersuchung vorkommt, in dem erst noch nach der günstigsten Versuchsweise gesucht wird. Solches Versehen kann den Gang der Untersuchung sowie die Deutung wesentlich irre leiten.

Für die zur kausalen Forschung somit nötige Voranalyse habe ich für unser Gebiet zunächst ein allgemeines analytisches Aufgabenschema entworfen, bestehend in den Fragen nach dem Ort der Ursachen eines Gestaltungsvorganges (Selbstdifferenzierung oder abhängige Differenzierung des geformten Theiles), ferner nach der Zeit der Bestimmung der Gestaltungsvorgänge, sowie nach den besonderen Ursachen der Größe und Richtung des Geschehens, um erst zuletzt an die schwierigste Frage nach der »Art« der Ursache, nach der ursächlichen Wirkungsweise selber zu gelangen. Bei der Inangriffnahme einer speciellen Aufgabe muss natürlich nun die Analyse der speciellen Verhältnisse in ihre Komponenten hinzugefügt werden.

Die erste Frage, diejenige nach dem Ort der Ursachen für die aus dem Ei hervorgehenden typischen Gestaltungen, erhielt eine angenehme Begrenzung durch den zunächst gelieferten Nachweis, dass äußere gestaltende Einwirkungen für die typische Entwicklung des Froscheies »nicht nötig« sind, dass also alle die typische Gestaltung »bestimmenden« Kräfte im befruchteten Ei selber gelegen sind (nicht aber die sämtlichen, die Gestaltung vollziehenden Kräfte).

Ein diesem Aufgabenschema entsprechendes methodisches Arbeiten ist aber, wie ich wohl eingesehen habe, nicht Jedermanns Sache. Viele ziehen es vor, sich nicht auf die analytische Arbeit eines Vorgängers zu stützen, sondern wollen sich höchstens an ein früheres Experiment anlehnen, dies modificiren oder dasselbe auf ein anderes Objekt anwenden. Das ist auch ein fruchtbarer, immerhin aber doch mit einer erheblichen Vergendung von Kraft und Arbeit verbundener Weg; denn sie müssen dabei Vieles sich neu erringen, sich selber erarbeiten, was von anderer Seite bereits gewonnen war. Freilich ist andererseits auch nicht zu verkennen, dass Jeder an dem Ende anfangen muss, welches seinem Denken am nächsten liegt, und auf diejenige Weise, welche seinen individuellen Anlagen am meisten entspricht; ein Umweg ist schon zu verschmerzen, wenn nur tüchtig gearbeitet wird.

Auf dem causal-analytischen morphologischen Versuch beruhen die der Entwicklungsmechanik qualitativ eigenthümlichen, sie von den Resultaten der anderen Forschungsrichtungen unterscheidenden Ergebnisse; und der »neue Weg«, nach dem HERTWIG fragt, ist durch die konsequente Anwendung des causal-analytischen Denkens und Experimentirens auf die Morphologie der Organismen angezeigt.

Ein einziges gelungenes analytisches causal-morphologisches Experiment am Lebenden wird oft mehr und besonders sicherere »causale« Erkenntnis bringen als viele große und ausgezeichnete vergleichend anatomische oder vergleichend entwicklungsgeschichtliche Arbeiten, welche sich allein auf die normalen Gestaltungen stützen; dabei ist es möglich, dass unter ersteren Erkenntnis sein wird, die auf Grund der vergleichenden Forschungsweisen nicht einmal geahnt werden konnte oder, in anderen Fällen, wenigstens nicht geahnt worden ist; wenn auch letzteren Falles vielleicht hinterher die so erkannte Wirkungsweise mannigfache Anwendung auf das von jener Seite her beobachtete normale Geschehen finden wird, so dass man sich sagen wird: das hätte man eigentlich nach den bereits vorliegenden Befunden »vermuthen« können.

Oft wird aber, wie wir ja wiederholt betont haben, das Verhältnis auch das umgekehrte sein, nämlich derartig, dass die Anregung zu einer experimentellen Arbeit Vermuthungen entstammt, welche auf dem Wege der Vergleichung des normalen Geschehens gewonnen worden sind.

Unser Gegner O. HERTWIG freilich hat, wie wir gesehen haben, schon das Specifische unserer Aufgaben der Entwicke-

lungsmechanik nicht verstanden. Das, was er von dem Programm verstanden hat, ist in der That nicht neu; sondern es ist nur das von uns bereits Vorgefundene, also dasjenige, an welches wir anknüpften. Dasselbe gilt nun auch von der specifischen Methodik der Entwicklungsmechanik: vom causal-analytischen morphologischen Experiment.

Daher höhnt er auch über den Ausspruch, dass die Entwicklungsmechanik die schwierigste biologische Disciplin sei.

Er meint, dass die Entwicklungsmechanik deshalb nicht schwer sei, weil sie nichts Besonderes, von den Aufgaben der deskriptiven Forschung Verschiedenes zu erforschen habe, da das letzte Geschehen überhaupt nicht erforschbar sei, und meint dabei, dass über das direkt Sichtbare oder sichtbar zu Machende hinaus nichts zu ermitteln sei. Dass noch ein großes Gebiet des Erforschbaren zwischen diesem Sichtbaren und dem an sich unerforschbaren »letzten« Geschehen existirt, ist ihm nicht bekannt. Dieses zwischenliegende Gebiet ist aber gerade das specifische Arbeitsfeld der Entwicklungsmechanik, zu dessen Erforschung sie des causal-analytischen Experiments bedarf.

Ihm, HERTWIG, selber ist also jedenfalls das Specifische der Entwicklungsmechanik so neu, ja so heterogen, dass er es gar nicht in sein Bewusstsein aufgenommen, es nicht appercipirt hat. Aber er steht damit, wie ich vermuthe, nicht ganz allein; und zu einem wesentlichen Theil beruht wohl auch die stillschweigende Aversion, der passive und aktive Widerstand mancher deskriptiven und vergleichenden Forscher auf dieser Ursache. Zum mindesten deutet dies Verhalten darauf hin, dass ihnen die entwicklungsmechanische Forschung nicht sympathisch ist.

Auch empfinde ich als Herausgeber des Archivs für Entwicklungsmechanik, welches alles Causale aus den verschiedenen Gebieten der biologischen Forschung in Referaten zusammenzufassen beabsichtigt, schwer den Mangel an Referenten, also an einer größeren Zahl von Mitarbeitern der verschiedenen biologischen Specialgebiete: der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, der Variationslehre, der Physiologie, der pathologischen Anatomie, Teratologie, Chirurgie, Orthopädie etc., somit an Referenten, welche bei ihren eigenen besonderen Forschungen zugleich die Interessen der Entwicklungsmechanik im Auge haben. Denselben Mangel spüren zur Zeit die Herausgeber von Jahresberichten und sonstigen referirenden Organen, wie auch von populär-

wissenschaftlichen Zeitschriften. Ich zweifle jedoch nicht, dass sich diese Referenten noch finden werden, wenn erst die Ziele und Aufgaben der Entwicklungsmechanik der jüngeren Generation bekannter geworden sind und einen wesentlichen Bestandtheil ihres wissenschaftlichen Denkens ausmachen werden, wozu diese Schrift hoffentlich beitragen wird.

IIf. Nothwendigkeit einer schärferen Unterscheidung der Begriffe: Regel, Norm und Gesetz in der Zoobiologie.

Die Regel ist der Ausdruck eines Häufigkeitsverhältnisses des empirischen Vorkommens; sie bezeichnet das Geschehen von mindestens mehr als 50% der beobachteten vorkommenden Fälle. Eine »gute« Regel umfasst 90 und mehr Procent der »Fälle«.

Was beim organischen Geschehen in mehr als 50% der Fälle vorkommt, wird gewöhnlich als das Normale bezeichnet; meist aber macht dieses Geschehen über 90% der Fälle aus. Die anderen Fälle stellen Abweichungen von der Norm dar, die je nach ihrer Häufigkeit und Größe wieder in verschiedener Weise: als Varietäten, Abnormitäten, Missbildungen bezeichnet werden.

Damit ist für die deskriptive Forschung der Begriff des Normalen erschöpft und die Anwendung des Begriffes Regel bezeichnet. Diese Anwendung wird jetzt auch auf die entwicklungsmechanische Forschung übertragen, indem dabei zugleich der Begriff Naturgesetz für identisch mit dem Begriff Regel angesehen wird. Letzteres ist jedoch durchaus unzulässig; denn ein Naturgesetz bezeichnet eine »Wirkung« angegebener Komponenten; und da alle Wirkungen beständige sind, das heißt an allen Orten und zu jeder Zeit unter gleichen Verhältnissen in gleicher Weise vor sich gehen, so muss jedes Naturgesetz ausnahmslos gelten; es lässt keine einzige Ausnahme zu, oder es ist falsch. Dagegen ist es für die Richtigkeit des Gesetzes vollkommen bedeutungslos, wie »oft« es angewandt »vorkommt«, das heißt also, wie oft die genannten Komponenten allein ohne Betheiligung anderer, die Wirkung alterirender Komponenten vorkommen, ob dies in 90%, 50%, 10% oder bloß 1% der »beobachteten« Fälle geschieht.

Unsere deskriptiven Forscher und selbst manche derzeitigen Anhänger der Entwicklungsmechanik glauben, ein »Gesetz« wäre falsch, wenn das durch dies Gesetz bezeichnete Geschehen nicht in mehr als 50% der Fälle in einer ganz diesem Gesetz entsprechenden Weise »vorkommt«. Wie oft diese Komponenten allein vorkommen,

hat aber nicht die geringste Bedeutung für ihr Wirken auf einander; sie selber wirken immer in der gleichen, durch das Gesetz bezeichneten Weise auf einander; nur wird das Resultat geändert, wenn noch andere Komponenten mit betheiligt sind.

Die Gesetze der Physik bezeichnen meist Geschehen, welches in der freien Natur gar nicht genau in der durch das Gesetz bezeichneten Weise vorkommt. Diese Gesetze wären also im Sinne unserer Morphologen »falsch«, obschon sie in »Wirklichkeit« richtig sind. Nie fällt in der freien Natur etwas streng nach dem »Fallgesetz«, nie beschreibt ein Geschoss eine »Parabel«, da der Luftwiderstand beides unmöglich macht, nie pflanzt sich im Bereiche der Erdsphäre das Licht eine größere Strecke weit in einer vollkommen geraden Bahn fort, da dies nur bei vollkommen gleich dichtem Medium möglich ist, ein solches aber auf der Erde in größerer Ausdehnung nicht vorkommt. Die mathematischen Gesetze der Hydraulik haben alle zur Voraussetzung eine reibungslose Flüssigkeit; da diese nicht existirt, sind darum alle diese Gesetze falsch?

Das sogen. biogenetische Grundgesetz MÜLLER-HAECKEL's, dass die Ontogenese eine rasch ablaufende Wiederholung der Phylogenese ist, hat zur Voraussetzung, dass die Ontogenese unter denselben »gestaltenden Verhältnissen« wie die Phylogenese stattfindet. Da dies nie der Fall ist, weicht das reale Geschehen von dem phylogenetischen Gestaltungsgeschehen ab; es wäre also auch dieses biologische Gesetz »falsch« im Sinne der genannten Forscher.

Diese Verhältnisse sind bereits in meiner Schrift über den Kampf der Theile erörtert worden (s. 1, Bd. II. pag. 211); das gänzliche Missverstehen der Bedeutung der von mir aufgestellten Gestaltungsgesetze seitens deskriptiver wie auch seitens der Entwicklungsmechanik obliegender Forscher veranlasst mich, die Darlegung hier zu wiederholen und etwas weiter auszuführen.

Naturgesetze sind also etwas ganz Anderes als Naturregeln. Letztere bezeichnen »Majoritäten« der Arten oder der Resultate des beobachteten Naturgeschehens. Naturgesetze sind ursächliche Ableitungen, sie bezeichnen die Wirkung zweier (oder mehrerer) Komponenten auf einander. Wie häufig diese zwei Komponenten in der Natur »vorkommen«, bezeichnet bloß den Umfang ihrer empirischen Anwendung oder Geltung; für ihr Wirken an sich ist dies aber unwesentlich; ebenso ist es unwesentlich, ob sie allein oder zugleich mit anderen Komponenten verbunden thätig sind; das beeinträchtigt Alles ihre Richtigkeit nicht.

Wohl aber ist es für uns wichtig, zu ermitteln, wie oft sie bei dem von uns untersuchten Geschehen »allein« zur Wirkung gelangen und unter welchen Verhältnissen dies der Fall ist. Aber selbst wenn sie nie allein zur Anwendung gelangen, so ist darum doch das ihre Wirkung bezeichnende Gesetz nicht falsch.

Eine Flaumfeder oder sonst ein spezifisch leichter Gegenstand von großer Oberfläche fällt im Freien in einer Weise, dass Niemand das Fallgesetz daran entdecken oder das entdeckte Gesetz daran bestätigen könnte. Trotzdem nimmt kein Physik-Kundiger an, das Fallgesetz erleide hier eine Ausnahme, das Gesetz sei »aufgehoben«; sondern wir wissen, dass hier die Erde und die Feder in derselben Weise auf einander wirken, wie die Erde und eine Bleikugel; nur dass ersteren Falles die in der freien Natur vorhandene Luft als dritte bei dem Geschehen betheiligte Komponente in Folge der relativ großen Oberfläche der Feder im Verhältnis zu deren Gewicht so stark zur Geltung kommt, dass nicht bloß alles Quantitative der Fallgesetze, sondern sogar die Fallrichtung verwischt wird. Im luftleeren Cylinder dagegen, also in einem Falle, der in der freien Natur nie »vorkommt«, fallen Feder und Bleikugel in gleicher Weise. Dieser causal-analytische Versuch musste gemacht werden, um die nöthige Einsicht zu gewinnen, um das Fallen einer Feder in der Luft richtig und auf die einfachste Weise »beschreiben« zu können (s. o. pag. 45). Wenn wir dies Geschehen dagegen à la HERTWIG nur nach dem bloßen Schein, also das beobachtete wirkliche Fallen als solches beschreiben wollten, hätten wir unendlich viele verschiedene und überaus complicirte Fälle, jeden einzelnen »möglichst einfach und vollständig zu beschreiben«; wir kämen aber nie zu der wirklich »einfachsten Beschreibung«, die auf der causalen Analyse des Geschehens in die Wirkung der gegenseitigen Anziehung und die Wirkung der ruhenden resp. bewegten Luft beruht. Diese das Wesen des Geschehens bezeichnende Beschreibung, die in einigen mathematischen Formeln ausgedrückt wird, umfasst dann alle möglichen Fälle und ist die »wirklich einfachste«; sie ist aber keine deskriptive, sondern eine causale Beschreibung.

Also die Naturgesetze sind causal-analytische Formulierungen; sie bezeichnen das an sich ausnahmslose Wirken von Komponenten, und zwar der bereits erkannten, und in ihrem Wirken mathematisch genau zu bestimmenden Komponenten des empirischen

Geschehens. Bei diesem Geschehen sind aber meist noch andere Komponenten beteiligt, die man noch nicht so genau formuliren kann. Daher spricht man von Annäherungen verschiedenen Grades an die Wirklichkeit, also an die empirische Wahrheit. Die mathematische Physik in ihrer praktischen Verwendung steht meist noch bei den Annäherungen ersten Grades, da sie bloß diejenigen Komponenten, welche die specifischen Charaktere des behandelten Geschehens bestimmen, in mathematische, also analytische Formeln zu bringen vermocht hat, unter vorläufiger Vernachlässigung der anderen Komponenten, welche kleine oder größere »Abweichungen« bewirken. So vernachlässigt sie, wie gesagt, bei der Hydrodynamik die Reibung und die Wärme.

Die angewandte Physik natürlich darf sich, da sie es mit der Erfassung des realen Geschehens zu thun hat, nicht mit der Ermittlung und mathematischen Formulirung dieser zumeist hauptsächlich das Geschehen bestimmenden Faktoren begnügen. Sie bestimmt daher empirisch, durch den Versuch, die Wirkungsgröße dieser anderen Komponenten und fügt sie als sogenannte Koeffizienten in die mathematischen Formulirungen der Wirkungen der specifischen Komponenten des Geschehens ein. Auf diese Weise wird eine vorläufige Annäherung zweiten Grades an das wirkliche Geschehen erreicht. Wenn dieselbe auch noch keine genaue Einsicht in das Wirken dieser anderen Komponenten gewährt, so gewährt sie uns doch eine annähernde Beurtheilung der Wirkungsgröße derselben.

Die Forscher auf dem Gebiete des gestaltenden Geschehens im lebenden Organismus haben denselben Gang einzuschlagen, wenn auch schon die ersten mathematischen Formulirungen sehr weit hinauszuschieben sein werden. Auch wir müssen zunächst nach den Annäherungen ersten Grades streben; müssen also auf Grund causaler Analyse die Wirkungsweise der specifischen Komponenten, der Hauptkomponenten des Geschehens ermitteln. Dann können wir ermitteln, wie häufig dies Geschehen für sich allein vorkommt, wie häufig durch Mitwirkung anderer, weiterer Komponenten dieses Geschehen alterirt wird; danach mögen wir dann die »Regel«, die sogenannte »Norm« bestimmen, die aber für die »Richtigkeit« des Gesetzes der Wirkung der einzelnen Komponenten mit einander nicht die geringste Bedeutung hat. Wenn diese Wirkung nur ein einziges Mal, wenn auch gar nicht in einem freien Fall der Natur, sondern nur in einem künstlichen Versuch, sicher festgestellt ist, also auf die richtigen Komponenten bezogen

worden ist, dann ist sie richtig für immer, da alle Wirkungsweisen beständige sind, d. h. unter gleichen Verhältnissen immer in gleicher Weise stattfinden.

Da ich diese Verhältnisse als von dem Physikunterricht her genügend bekannt voraussetzte, habe ich sie in meinen früheren Schriften zwar wiederholt berührt, aber stets nur kurz angedeutet, um mich auf sie als nothwendige Glieder zu beziehen. Die Missdeutung meiner Gesetze hat aber gezeigt, dass diese Verhältnisse meinem Publikum doch nicht ganz so bekannt sind, als ich glaubte; daher schien mir diese breitere Darlegung hier angemessen.

Die vorstehend dargestellten Auffassungen sollen an einigen von mir formulirten, von Anderen angefochtenen Wirkungsgesetzen erläutert werden.

JULIUS WOLFF hat zuerst erkannt, dass die Knochen in abnormen statischen Verhältnissen (nach falsch geheilten Frakturen u. dgl.) eine neue, diesen Verhältnissen entsprechende statische sive funktionelle Struktur ausbilden.

Das ist von verschiedenen Pathologen und Klinikern, sowie von mir an vollkommen beweisendem Material bestätigt worden. Ich habe für diese »wunderbar zweckmäßige«, im Einzelnen außerordentlich verschiedene Strukturen ausbildende Leistung eine einfache Theorie aufgestellt, die wir oben schon berührt haben (siehe pag. 52 u. 57), und habe auch gesagt, dass diese Anpassungswirkung nicht bloß in abnormen Verhältnissen, sondern auch nach dem Aufhören der vererbten typischen Selbstdifferenzirung der Skeletteile hervorragend an der normalen inneren und äußeren Ausgestaltung, also an der Ausbildung der normalen »funktionellen Gestalt und Struktur« theilhaftig ist. Die ganze Lehre von der funktionellen Gestalt und Struktur der Knochen wird nun neuerdings durch einen Autor, welcher sich seit mehreren Jahren mit Untersuchungen über die Knochen befasst hat, von B. SOLGER (30), als falsch bezeichnet; dies desshalb, weil beim Erwachsenen diese Struktur nicht in allen Theilen diesen statischen Gesetzen entspricht, und weil die funktionelle Gestalt, wie von mir schon bei der Formulirung des Gesetzes hervorgehoben wurde, an sehr vielen Stellen nicht vorhanden ist.

Die Abweichungen von der funktionellen Struktur sind von mir einerseits auf die fortwährend stattfindende Zerstörung alten und Bildung neuen Knochens, andererseits auf die etwas langsame Wirkung der Inaktivitätsatrophie als die ursächlichen Komponenten zurückgeführt worden; vielleicht sind auch noch andere, zur Zeit

unbekannte Komponenten daran betheiligt. Andererseits wurden die Abweichungen von der rein funktionellen Gestalt vieler Knochen auf den Druck anliegender Weichtheile wie Muskeln, Arterien etc. zurückgeführt.

Diese unzweifelhaften Abweichungen können aber nicht aufheben, dass an Millionen anderer Stellen sich die funktionelle Struktur und an vielen Stellen auch die funktionelle Gestalt bis in überaus feine Merkmale ausgebildet zeigt. In diesen Gestaltungen bekundet sich auf das Deutlichste die entsprechende gestaltende Reaktionsweise des Knochengewebes auf die Art seiner funktionellen Beeinflussung (s. 1, Bd. I. pag. 720, 810).

Wenn wir B. SOLGER's Schlussweise von den an der Knochengestaltung betheiligten Wirkungsweisen auf die Wirkungen beim Falle specifisch leichter Körper übertragen, würde sie also lauten: da ein Celluloidball oder eine Feder nicht den Fallgesetzen »entsprechend« fällt, ist das von den Physikern aufgestellte Fallgesetz falsch.

Demselben Missverstehen, wie im vorstehenden Falle ein Gesetz der funktionellen Anpassung, begegnen nun auch andere meiner Wirkungsgesetze, z. B. diejenigen über die Bestimmung der Hauptrichtungen des künftigen Embryo im Froschei. Dieses Missverstehen findet sich nicht nur bei deskriptiv denkenden Autoren, sondern auch bei Forschern, welche der Entwicklungsmechanik obliegen, so promiscue bei A. RAUBER, O. HERTWIG, O. SCHULTZE, wohl auch bei H. DRIESCH¹⁾ u. A. Dies bekundet sich darin, dass sie diese Gesetze, jedenfalls in Folge falscher Auffassung ihres Werthes und ihrer Bedeutung, ganz verschweigen oder sie bei ihrer Erwähnung unrichtig beurtheilen.

In der Abhandlung über die halben Embryonen vom Jahre 1888 berichtete ich auf Grund meiner früheren Mittheilungen zusammenfassend (1, Bd. II. pag. 425) über folgende auf die genannten Bestimmungen bezügliche »Regeln« des normalen Geschehens:

»Nach meinen bisherigen Untersuchungen sind beim Froschei, »normaler« Weise folgende Gestaltungen in ihrer »Lage« durch die beliebig wählbare »Lage« der Befruchtungsstelle bedingt:

1) Der Samenkörper nimmt eine typisch geknickte Bahn innerhalb der durch die Sameneintrittsstelle hindurchgehenden vertikalen Meridianebene: innerhalb der »Befruchtungsebene«.

¹⁾ Siehe Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. V. pag. 133.

2) Die Kopulation der beiden geschlechtlichen Kerne erfolgt innerhalb der Befruchtungsebene.

3) Auf derjenigen Seite des Eies, welche der ‚Befruchtungsseite‘ gegenüber liegt, hellt sich bei *Rana fusca* die dunkle Hemisphäre in Form eines, der weißen Hemisphäre anliegenden, halbmondförmigen grauen Saumes auf. Dieser Saum ist symmetrisch zu dem ‚Befruchtungsmeridian‘ orientirt. Beim grünen Frosch verschiebt sich gleichfalls, wenn vielleicht auch auf etwas andere Weise [durch innere Dotterumlagerung, welche eine Drehung des Eies bewirkt?], das Pigment derart, dass auf der gleichen Seite die helle Eirinde weiter heraufreicht.

4) Die erste Furchung erfolgt in der Ebene des Befruchtungsmeridians.

[4a. Die erste Furchung beginnt oben am Ei und zwar zumeist deutlich an der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Seite des Eies, um von da zunächst oben gegen die Befruchtungsseite fortzuschreiten.]

5) Die erste Anlage des Urmundes erfolgt im Befruchtungsmeridian, und zwar

6) auf der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Hälfte des Eies, also auf derjenigen Seite (siehe 3), wo die helle resp. aufgehellte Eirinde höher heraufreicht und zwar bei *Rana fusca* ungefähr an der oberen Grenze des nachträglich aufgehellten Saumes.

7) Die seitlichen Urmundslippen entwickeln sich symmetrisch zum Befruchtungsmeridian.

8) Die beiden Medullarwülste und der ganze spätere Embryo werden symmetrisch zum ‚Befruchtungsmeridian‘ angelegt, also die Ebene des Befruchtungsmeridians wird zur ‚Medianebene‘ des Thieres.

9) Die ‚Befruchtungsseite‘ des Eies wird zur caudalen Seite des Thieres.◀

»Um Einblick in die dieser vielfachen Koincidenz zu Grunde liegenden Causalzusammenhänge zu gewinnen, habe ich mich, und zwar mehrfach mit Erfolg, bemüht, durch abnorme Bedingungen künstliche Trennungen dieser Koincidenzen hervorzubringen (s. pag. 325, 408); ich werde nicht unterlassen, anderweit darüber zu berichten.« (S. 1, Bd. II. pag. 962.)

Durch Schaffung abnormer Verhältnisse: durch Zwangslage oder durch Pressung der Eier in Röhren oder zwischen Platten habe ich solche Abweichungen von dem unter normalen Verhältnissen

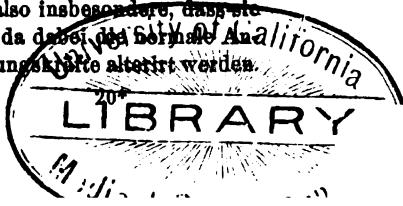
stattfindenden Geschehen bezüglich aller dieser Regeln hervorgebracht und theils vorher schon, theils gleichzeitig in dieser selben Arbeit, theils später mitgetheilt.

Das Bedingende liegt also hier in dem Begriff »normaler« Weise oder unter »normalen« Verhältnissen. Dieser Begriff aber ist es, der von meinen Herren Gegnern, die denselben deskriptiv, nicht aber causal-analytisch nehmen, in einer von der meinigen abweichenden Weise aufgefasst wird.

Für sie ist »normal« das Naturgeschehen, wie es ohne menschliches Zuthun abläuft, oder wie es sich ihnen bei der auch von ihnen angewandten künstlichen Befruchtung darbietet, wenn sie dieselbe »ohne irgend welche besonderen Cautelen« ausführen¹⁾.

Was sie unter diesen Verhältnissen in der Mehrzahl der Fälle beobachten, ist ihnen die Regel, die Norm. Für uns dagegen ist, wie an den betreffenden Stellen angegeben wurde, die normale Bildungsweise hier diejenige, bei welcher die Eier sich nicht in Zwangslage befinden, sondern baldigst durch die Schwerkraft mit ihrer Eiachse

¹⁾ Wenn im Freien ein Eiballen groß ist, so befinden sich die central gelagerten Eier desselben in Folge zu langsamer Quellung der Gallerthüllen während der ersten Stunde nach der Ablage und länger, also gerade während der Befruchtung, in Zwangslage, somit nach meiner Auffassung in »abnormen« Verhältnissen. Dasselbe ist der Fall, wenn bei künstlicher Befruchtung die Eier in die Samenschale geworfen werden und in ihr mehrere Lagen über einander bilden, oder wenn sie eine einzige Lage bilden, aber dicht gedrängt zusammenliegen, wie es fast immer der Fall ist, wenn man nicht besondere Sorgfalt darauf verwendet, dies zu vermeiden. Ich nehme daher die Samenflüssigkeit bloß etwa 2 mm hoch, damit sich die Eier beim Einwerfen und sofortigen einmaligen Umrühren gleich zu einer einfachen Schicht ausbreiten, giesse nach 5—10 Minuten den Samen ab, ersetze ihn durch Wasser (Brunnen- oder Leitungswasser) so hoch, dass es einige Millimeter über den Eiern übersteht und löse nach weiteren 10 Minuten mit einem Spatel die Eier vom Boden des Gefäßes ab, damit sie sich beim Quellen nicht so drängen und sie auch von unten her quellen können. Bei Musterversuchen ohne jede Zwangslage werden die Eier einzeln mit der Lanzette dem Uterus entnommen und einzeln, mit der Eiachse senkrecht, also den hellen Pol ganz nach unten gewendet, aufgesetzt; es wird rings herum Samen mit dem Pinsel zugegeben und nach 5 Minuten Wasser bis zum Überstehen über die Eier zugegossen und die oben entstehende trichterförmige Einziehung der Wasseroberfläche mit der Pincette entfernt (s. I, Bd. II. pag. 361). Das ist die für zwanglos aufgesetzte, nach meiner Meinung »in normaler Weise« behandelte Eier nöthige Technik. Vorausgesetzt ist natürlich weiterhin, dass die Eier selber normal beschaffen sind, also insbesondere, dass sie nicht durch Verzögerung der Laichung gelitten haben, da dabei die normale Anordnung der Dottersubstanzen gestört wird und die Bildungskräfte alterirt werden.



so eingestellt werden, wie es der inneren Anordnung ihrer ungleich specifisch schweren Dottertheile entspricht; so dass »keine Umordnungen des Dotters durch die Schwerkraft« veranlasst werden, wie solche stattfinden, wenn die Eier länger als die erste halbe Stunde in Zwangslage sich befinden. Bei dem unbefruchteten Eie von *Rana fusca* ist der Dotterbau in allen durch die Eiachse legbaren Meridianebenen der gleiche; oder, wenn er, wohl in Folge der Wirkung der Schwerkraft wegen der Zwangslage der Eier im Mutterleibe, davon abgewichen ist, so ist es, wie ich gezeigt habe, die erste Wirkung der Berührung des Samenkörpers auf das Ei, dass diese gleichmäßige Anordnung wieder hergestellt wird (1, Bd. II. pag. 289—295). Bei der normalen Entwicklung werden die symmetrischen Abweichungen der Dotteranordnung von diesem, zu Anfang der Befruchtung vorhandenen, in allen durch die Eiachse legbaren Meridianebenen gleichen Dotterbau allein durch den Samenkörper bedingt. Da nur für diesen Fall meine Gesetze über die Wirkung der Bahn des Samenkörpers sich verwirklichen, so ist es ein Beweis dafür, dass diese Wirkung von der Anordnung des Dotters abhängt, welche der Samenkörper hervorbringt; was ich denn auch betont und bei den speciellen Formulierungen zum Ausdruck gebracht habe.

Bei Zwangslage dagegen entstehen, wie ich gleichfalls mittheilte, alle die eben erwähnten Abweichungen¹⁾. Meine Gegner dagegen verschweigen, dass ich dies sogleich mitgetheilt habe; stellen die Sachlage vielmehr so dar, als hätten sie entdeckt, dass die Abweichungen häufig vorkommen, während ich selber sie auf 66 % gesteigert habe; sie machen ferner einen Theil der Versuche nach, ohne dafür zu sorgen, dass die Froscheier baldigst aus der nach der Besamung vorhandenen Zwangslage gebracht werden, und folgern dann aus den auf diese Weise erhaltenen Ergebnissen die Unrichtigkeit meiner thatsächlichen Angaben und der aus ihnen abgeleiteten Gesetze²⁾. Sie urtheilen

¹⁾ Dazu gehören auch die Abweichungen von dem von mir aufgestellten »normalen« Furchungsschema. Manche Autoren beschreiben neuerlich solche Abweichungen, aber ohne jede Berücksichtigung dieser sie bedingenden causaln Verhältnisse, und glauben, damit meine Norm als unrichtig bezeichnet zu haben.

²⁾ Den bezüglichlichen Opponenten vermag ich nur zu rathen, sie mögen die Versuche über die Wirkung der Befruchtungsstelle des Eies auf die Richtung der ersten Furche etc. genau nach meinen Vorschriften, also analytisch nachmachen; dann werden sie sich von der Richtigkeit meiner Angaben überzeugen. Ich kann von diesen Ergebnissen leider ihnen zu Liebe

also wieder in der obigen Weise: Weil die bewegte oder ruhende Luft Abweichungen der fallenden Feder von dem Fallgesetz bedingt, ist das Fallgesetz falsch!

Ein Anderes wäre es, wenn sie sagten: Wir bezweifeln nicht die Richtigkeit der Beobachtungen, aber wir halten die Versuchsanordnung nicht für eine normale, denn sie ist eine künstliche, die dem Naturgeschehen oft nicht entspricht. Dann dreht sich die Differenz nur um die Definition des »Normalen« im vorliegenden Falle. Dazu möchte ich bemerken: Ich habe auf zweierlei Weise: durch langsame Rotation und durch zwanglose Haltung der Eier, ermittelt, dass die Entwicklung des Froscheies möglich ist, dass sie wirklich stattfindet, auch wenn bei und nach der Befruchtung die Schwerkraft nicht ordnend auf den Dotter wirkt, also ohne dass sie Anordnungen der Dottersubstanzen gegen einander hervorbringt. Da die Entwicklung dieses Eies also ohne gestaltende Beteiligung solcher äußerer Einwirkung vor sich gehen kann, so ist sie in diesem Sinne Selbstdifferenzierung des Eies; dasselbe gilt in Bezug auf andere gestaltende äußere Einwirkungen, auch solche sind »nicht nöthig« (s. 1, Bd. II. pag. 276, 422).

Andererseits aber ist die Entwicklung des gleichen Eies auch möglich, wenn in Folge von Zwangslage der Eier (in schiefer Stellung der Eiachse bei *Rana fusca*, oder bei nicht der inneren Anordnung entsprechender schiefer Zwangslage des Eies von *Rana esculenta*) die Schwerkraft auf die Dottermasse umordnend wirkt; wobei sie die ordnende Wirkung der Bahn des Samenkörpers auf den Dotter abändert, bei genügender Schiefstellung überkompensirt und dann ihrerseits alle die genannten Gestaltungen bestimmt.

Bei meiner Verwendung des Begriffes »normal« wird der erstere Fall als der normale aufgefasst; und ich würde bei dieser Auffassung vielleicht sogar bleiben, wenn dieser Fall in der freien Natur gar nicht oder nur ganz vereinzelt, sondern wenn er nur im Experimente vorkäme, weil in der freien Natur die Verhältnisse derartig seien, dass z. B. die Gallerthülle immer »zu langsam« (s. o. pag. 301 Anm.) quellen würde.

Ich stütze mich bei dieser Auffassung erstens darauf, dass die Selbstdifferenzierung, die ein wesentliches Charakteristikum der

nichts herunterlassen; denn normal beschaffene Froscheier verhalten sich nun einmal in dieser Weise, wenn der so leicht stattfindenden umordnenden Wirkung der Schwerkraft auf den Dotter vorgebeugt wird.

Entwicklung des thierischen Eies darstellt, im zweiten Falle aufgehoben ist, indem wichtige gestaltende Bestimmungen von außen her getroffen werden, obschon dies nach Fall 1 gar nicht nöthig ist; denn unser Fall 1 zeigt, dass diese selben Bestimmungen durch intraovale und zwar bei jeder Entwicklung dieses Eies stattfindende Wirkungen, nämlich durch die Wirkungen des Samenkörpers auf den Dotter etc. getroffen werden können und (sofern nicht die abändernden äußeren Einwirkungen eintreten) auch wirklich getroffen werden.

Für unsere Auffassung spricht dann zweitens, dass bei dieser gestaltenden äußeren Einwirkung, wie erwähnt, die durch die Befruchtung bewirkte, also doch normale, ihrerseits weitere Gestaltungen bestimmende Dotteranordnung abgeändert wird und überkompensirt werden kann; ferner dass dabei außerdem (wie ich an Hunderten von Fällen konstatirt habe [1, Bd. II. pag. 327, 340, 927]) sehr oft auch der pigmentirte Rindendotter des Eies während der zweiten Furchung nachträglich symmetrisch zu der bei Zwangslage durch die Schwerkraft bestimmten Richtung der ersten (resp. zweiten) Furchungsebene umgeordnet wird. Dies stellt eine nachträgliche Umordnung der vorgebildeten normalen Dotteranordnung, eine Selbstregulation in Anpassung an die stattgehabte äußere Einwirkung dar, welche bei der Entwicklung ohne Zwangslage nicht vorkommt.

Aus den obigen Regeln habe ich folgende Gesetze abgeleitet (1, Bd. II. pag. 414):

»1) Die erste Theilungsrichtung des ‚Furchungskerns‘ wird ‚normaler‘ Weise ‚durch‘ die Kopulationsrichtung der Vorkerne, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie mit ihr zusammenfällt. 2) Damit wird auch die erste Theilungsrichtung des ‚Dotters‘ durch die Kopulationsrichtung, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie ihr parallel steht oder eventuell mit ihr zusammenfällt. 3) Die specielle Lage des Embryo im Ei wird normaler Weise ‚durch‘ die Befruchtungsrichtung des Eies bestimmt, und zwar wird diejenige Seite des Eies, durch welche der Samenkörper eingedrungen ist (die Befruchtungsseite), zur caudalen Seite des Embryo.«

Die durch das erste Gesetz bezeichnete Wirkung ist uns in ihren Ursachen noch unbekannt, wir haben bloß ihren Nutzen diskutiert (1, Bd. II. pag. 413, § 6). Die Ursache der zweiten Bestimmung kann darauf beruhen, dass durch die Befruchtung allein keine so starke

Abweichung von der Rotationsanordnung des Dotters entsteht, dass sie (wie dies bei Zwangslage geschieht) drehend auf den Furchungskern wirkt (s. 1, Bd. II. pag. 415, § 15), sofern ausnahmsweise die Penetrationsbahn und Kopulationsbahn nicht in dieselbe Meridianebene fallen. (Genauerer siehe unten auf pag. 321.)

Die im dritten Gesetz ausgesprochene Wirkung dagegen habe ich von dieser, durch die Befruchtung bewirkten Dotteranordnung abgeleitet, da bei Zwangslage eine ähnliche Anordnung das bestimmend Wirkende ist (1, Bd. II. pag. 416, § 19).

Diese Gesetze sind also richtige Wirkungsgesetze, um diesen Ausdruck zur Unterscheidung von dem bei den Biologen üblichen unrichtigen Gebrauch des Wortes Gesetz für bloße Thatsachen, also statt des Wortes Regel, hier anzuwenden. Als solche gelten sie ausnahmslos, bestimmen sie ausnahmslos die genannten Gestaltungen, sofern sie erstens ihrerseits ganz richtig (das heißt die wirklichen Komponenten bezeichnend) formulirt sind (— was wir keineswegs behaupten, denn um dies zu beweisen, wären noch mancherlei bestätigende Experimente nöthig; wir behaupten bloß, dass unsere ihnen zu Grunde liegenden Beobachtungen, nicht aber die Deutungen, richtig sind; aber gerade diese Beobachtungen sind es, welche zur Zeit nicht für richtig gehalten werden, weil oft andere, fremde Komponenten alterirend einwirken —), und sofern zweitens keine andere, genügend umordnend auf den Dotter wirkende Kraft zur Wirkung gelangt.

Da ich auch diese fremden Wirkungen dargelegt hatte, so hätte die wahre Sachlage und die Bedeutung meiner Gesetze wohl auch schon ohne die obige Erörterung Jedem einleuchten können. Auf Grund dieser letzteren aber gebe ich mich der Hoffnung hin, dass nun bald die Zeit kommen wird, in der auch für diesen Theil meiner Arbeiten das richtige Verständnis sich bilden wird.

IIg. Nächste Aufgaben und Aussichten der entwickelungsmechanischen Forschung.

Unsere schwierigste Aufgabe wird die Erforschung der rein intracellulären Wirkungen sein, dies wegen der Kleinheit ihrer Wirkungsbezirke. Doch sind gerade durch die Experimente der letzten Jahre schon fundamentale gestaltende Wirkungen zwischen Leib und Kern der ersten Furchungszellen ermittelt worden, indem sich z. B. ergab, dass von der Gestalt des Leibes dieser Zelle, genauer von der Anordnung seiner Hauptbestandtheile, die Bildung eines halben

oder mehr als halben oder ganzen Embryo ausgelöst wird. Fortgesetzte, wohlüberlegte Versuche an den vielgestaltigen Protisten versprechen uns viele neue und specielle Erkenntnis über gestaltende Wechselwirkungen zu der bereits errungenen Vorkenntnis, dass ohne den Zellkern keine typisch gestaltende Regeneration stattfindet. Auch sind wir, Dank der Experimente T. H. MORGAN's, TH. BOVERI's u. A. schon auf dem Wege zum Verständnis der Bildung der Centrosomen.

Universelle Aufgaben bietet die Erforschung der drei organischen gestaltenden Grundfunktionen: der Assimilation, Selbstbewegung und Selbsttheilung. Bezüglich ersterer kann es jetzt wohl fraglich erscheinen, ob wir je diesen elementarsten Lebensvorgang, also die durch die Assimilation dargestellte komplexe Komponente werden zerlegen können. Aber wer vermöchte andererseits dies jetzt schon als definitiv unmöglich zu bezeichnen?

Dagegen kommen wir schon manchen Ursachen der Größe der »Assimilation« und damit Ursachen des »Wachsthum«, ferner manchen Ursachen der Zeit (Dauer) des Wachsthum und der Wachstumsrichtungen, ebenso der Wirkungsweisen der anscheinenden Selbstbewegung der Zellen, sowie denen der Selbsttheilung allmählich etwas näher.

Was es alles für qualitative und formal differenzirende, sowie ordnende Wechselwirkungen der Zellen auf einander, also für intercellulare Wirkungen, giebt, vermögen wir vorläufig noch gar nicht abzuschätzen; auf ihnen beruht größtentheils die Gestaltung des vielzelligen Organismus, sowie insbesondere auch die Einheitlichkeit desselben. Diese Wirkungen aber werden wir in mehr oder weniger hohem Grade experimentell ermitteln können; dies gilt vielleicht auch zum Theil von den weiteren Wirkungsweisen, auf denen sie zunächst beruhen. Von diesen gestaltenden Wirkungen suchen wir, so weit der Gang der Untersuchungen systematisch geregelt werden kann, zuerst die Ursachen der Zeit, der Größe, der Richtung, zuletzt der Qualität zu ermitteln.

Wer könnte jetzt, am Anfange der methodischen Anwendung des »analytischen« causal-morphologischen Experiments schon sagen, wie viel und welche Experimente uns gelingen, welche nicht gelingen werden, — von welcher Art die ersteren und ihre Ergebnisse sein werden, — wo die definitive Grenze der erfolgreichen Anwendung liegen wird? Denn für die beschränkte Aufgabe, die wir gestellt haben, für die Zurückführung der Gestaltungsvorgänge des Lebens auf die bereits ermittelten physikalisch-

chemischen Wirkungsweisen, liegt, wie wir oben sahen, die Schranke nicht in den Grenzen unseres Erkenntnisvermögens überhaupt, sondern sie hat nur praktische Gründe. Von diesen können wir nie im Voraus wissen, ob sie durch neue Entdeckungen nicht in vorher ungeahnter Weise verändert werden, so dass die Forschungsgrenze viel weiter hinausgeschoben wird.

Es wird wohl Niemand, der sonst zu exakter causaler Forschung neigt, sich von solcher Thätigkeit durch einen Autor abhalten lassen, dem exaktes causales Denken etwas Unverständliches ist, nach dessen Meinung die Physik und Chemie überhaupt keine gestaltenden Kräfte, also keine gestaltenden Wirkungsweisen kennen, denen solche Kräfte supponirt werden könnten, dem das analytische Experiment ein Begriff ohne Inhalt ist, und für den es überhaupt hinter dem sichtbaren Geschehen nichts Erforschenswerthes und Erforschbares giebt.

Arbeiten wir unbeeinflusst durch Einwendungen von so wenig kompetenter Seite stetig und energisch auf unsere Weise weiter, aber in steter Fühlung und Symbiose mit den Ergebnissen der anderen biologischen Disciplinen; alsdann dürfen wir sicher sein, allerhand theoretische Bedenken durch thatsächliche Feststellungen widerlegen zu können.

Das streng durchgeführte causal-analytische morphologische Experiment sei, wie gesagt, der Zauberstab, der mit steigender Geschicklichkeit der Anwendung allmählich das kaum zu Wagende, vielleicht manchmal sogar das unmöglich Scheinende und das jetzt nicht Geahnte durch Generationen lange Forschungen möglich machen wird.

Auf dem Gebiete der deskriptiven entwicklungsgeschichtlichen Forschung wird nun schon fast drei Generationen lang ein und dieselbe große Hauptfrage als wichtigste bearbeitet: die Frage nach der formalen Bildungsweise des mittleren Keimblattes, ohne dass darüber bereits vollkommene Einigung und Sicherheit erzielt worden wäre; solche Unsicherheit besteht hier noch, obschon die Aufgabe im Verhältnis zu den uns vorliegenden Problemen relativ einfach ist. Lassen wir uns diese Konsequenz und Ausdauer der auf ein und dieselbe Frage gerichteten Arbeit ein Vorbild sein. An Mannigfaltigkeit der Arbeit wird es uns selbst bei Behandlung ein und derselben causalen Frage nicht fehlen, da jede causale Frage, wie wir gesehen haben, mit den verschiedensten Methoden bearbeitet werden muss.

Haben wir nur den Muth, trotz des Bewusstseins, dass wir auch bei Aufbietung aller Vorsicht zeitweilig irren werden, kräftig vorwärts

zu streben. Dann werden wir, indem wir gegenseitig einander rektifizieren, und indem jede kommende Generation die Ergebnisse der früheren neu prüft, verbessert und vermehrt, auch stetig, wenn auch wohl oft auf Umwegen, uns unserem Ziele nähern.

Unser Ziel ist wie das Ziel jeder Forschung, d. h. das Ziel der Ermittlung von Unbekanntem, noch unklar; wir wissen auch nicht, ob wir es erschöpfend formuliert haben; doch je näher wir ihm kommen, um so deutlicher wird es uns in seiner wahren Gestalt und Eigenart erscheinen.

Auf diese Weise wird die Entwicklungsmechanik, wie wir früher sagten, allmählich der Haupttrieb am Baume der biologischen Wissenschaften werden, welcher gegenwärtig noch nicht geahnte neue Seitenzweige treibt, deren Blätter die anderen Äste in ihren Schatten nehmen und von ihnen Nahrung empfangend ihrerseits wieder Nahrungsstoff zur Bildung neuer Knospen für sie bilden werden.

Die vorige Generation hat durch die Vergleichung und die Descendenztheorie Außerordentliches geleistet. Wir haben dies mit Bewunderung hingenommen. Doch als die Grenzen der qualitativen Leistungen dieser Forschungen erkennbar wurden, sahen wir, dass noch viel Gebiet des Forschens hinter dem bereits bearbeiteten liegt; und auf dieses richteten wir unser Streben. Wir erkannten zugleich, dass dieses Gebiet nicht allein durch weitere Verfolgung der vergleichenden Forschung zu bearbeiten ist, sondern dass es einen besonderen, sicherer und rascher auf ihm vorwärts führenden Weg giebt: den des causal-analytischen Experiments. Wir nahmen das Gebiet daher mit Hilfe dieser Methode in Angriff¹⁾.

¹⁾ Obgleich mit dieser Art der Forschung eben erst ernstlich angefangen worden und daher noch sehr wenig im Verhältnis zur Größe des Gebietes von demselben erforscht ist; obgleich wir daher auch die Grenzen des mit den Hilfsmitteln aller biologischen Disciplinen zusammen Erforschbaren noch nicht erkennen können, ergehen sich gleichwohl bereits einige Genossen unseres Strebens darüber in Klagen, dass voraussichtlich nicht Alles werde erforscht werden können. Wir halten es für besser, wenn sie ihre ganze Kraft der erfolgreichen Arbeit des empirischen Forschens auf dem Gebiete zuwenden würden.

Diese Autoren verhalten sich wie Kolonisten eines neu entdeckten fruchtbaren und an Schätzen reichen Landes, die, statt die Schätze desselben zu erforschen, sich dienstbar zu machen und den fruchtbaren Boden zu bepflanzen, in dem steilen Grenzgebirge des Gebietes herumklettern und darüber klagen wollten, dass hier die weitere Aussicht versperrt scheint.

Wir haben für Jahrhunderte reiche Erfolge versprechende Erkenntnisarbeit vor uns. Wenn diese annähernd erledigt ist, dann wird es an der Zeit sein, ernstlich zu überlegen: Wie kommen wir weiter?

III. Der Name Entwicklungsmechanik.

Auch der Name Entwicklungsmechanik ist und zwar von verschiedenen Seiten bemängelt worden. Einmal indem man sagte, die Entwicklungsmechanik sei bloß ein Theil der Entwicklungsgeschichte; zweitens: sie sei die Entwicklungsphysiologie; drittens, der Name Mechanik habe hier eine unzulässige Anwendung gefunden. Wir wollen daher die Gründe für die von uns getroffene Wahl in vollständigerer Weise, als es bisher geschehen ist, darlegen.

Das Wort Entwicklungsgeschichte bezeichnet seinem vollen Inhalte nach die ganze, also die vollständige Lehre vom Entwicklungsgeschehen, somit auch die causalen Verhältnisse dieses Geschehens. Doch hat, wie schon oben erwähnt wurde, die wirkliche Bearbeitung der thierischen Entwicklungsgeschichte dieser Wortbedeutung bisher nicht entsprochen. Denn die Entwicklungsgeschichte war nicht mit Rücksicht auf die Vollständigkeit der Ermittlung des Entwicklungsgeschehens, sondern bloß in engerem Rahmen gepflegt worden; denn sie erstrebte nur Vollständigkeit der Ermittlung des sichtbaren Theiles dieses Geschehens, nämlich der äußeren und inneren Form- resp. Strukturwandlungen und zog nur die aus diesen Beobachtungen ableitbaren, wenigen und in Bezug auf das Specielle überaus unbestimmten und unsicheren ursächlichen Folgerungen.

In den vorstehenden beiden Abschnitten haben wir ersehen, dass die neu hinzugekommene, mit dem Namen Entwicklungsmechanik belegte, causale Forschungsrichtung der Zoobiologie ein von diesen früher üblichen Forschungsrichtungen verschiedenes Ziel und entsprechend verschiedene, besondere Aufgaben verfolgt, und dass sie außer der Benutzung aller anderen, causale Erkenntnis gewährenden biologischen Forschungsweisen und -Wege auch noch ein eigenes Hilfsmittel in die zoobiologische Forschung als Hauptmethode eingeführt hat: das causal-analytische morphologische Experiment; dass diese Art des Experiments die spezifische Methode der direkten, exakten causalen Forschung ist, wenn schon die Entwicklungsmechanik sich daneben auch aller anderen Arten von Experimenten bedient.

Da unsere Forschungsrichtung besondere Aufgaben verfolgt und

auch eine besondere Methode verwendet, so hat sie auch die Berechtigung, sich einen besonderen Namen beizulegen. Schon viel weniger verschiedene, weniger vom vorher Gepflegten abweichende Forschungsrichtungen haben sich besondere Namen beigelegt, um sich von dem Herkömmlichen auch äußerlich zu unterscheiden, um auf diese Weise leichter kenntlich zu sein und leichter anerkannt zu werden. Die Entwicklungsmechanik wird sich daher als eine Abtheilung der Entwicklungsgeschichte in dem durch sie selber erweiterten vervollständigten Sinne der letzteren darstellen, als ein Theil aber, welcher nach unserer Meinung allmählich der Haupttheil der ganzen Disciplin werden wird.

Der Einwand, dass die Entwicklungsmechanik bloß ein Theil der Physiologie sei, würde kein Hindernis sein, diesen Theil besonders zu benennen.

Wir haben aber oben gesehen, dass die Physiologie in ihrer früher dem Worte (NB. ohne jede etymologische Berechtigung) untergelegten Bedeutung, zwar die ganze Lehre vom Lebensgeschehen umfassen soll, dass aber in Bezug auf die zoobiologische Forschung die Sachlage historisch eine andere geworden ist, indem die Physiologen seit Langem sich lediglich um die Erhaltungsfunktionen des Gebildeten bemüht haben, nicht aber um die Funktionen des Bildens, des Gestaltens selber. Diese letzteren Funktionen haben sie, von wenigen Autoren abgesehen, als etwas Morphologisches gänzlich vernachlässigt; und ihre Erforschung den Morphologen (Anatomen und Zoologen) überlassen; letztere haben das Gebiet seit lange eifrig bearbeitet. Daher theilen auch anatomische Lehrbücher die Biologie in Morphologie und Physiologie, und erstere wieder in Anatomie und Entwicklungsgeschichte ein.

Dieser beschränkteren Bedeutung des Wortes Physiologie als der Lehre bloß von den Erhaltungsfunktionen des Gebildeten entsprechend ist auch bereits eine »Physiologie der Entwicklung« angebahnt und dann in W. PREYER's (21) Buch über die »Specielle Physiologie des Embryo« zusammenhängend bearbeitet worden. In diesem Buche wird der »morphologischen Entwicklungsgeschichte« die »physiologische Entwicklungsgeschichte« gegenübergestellt; und letztere wird als eine von der ersteren gesonderte Disciplin behandelt. Es handelt sich auch in dieser »physiologischen Entwicklungsgeschichte« nicht um die Physiologie des gestaltlichen Entwickelns, sondern bloß um die Lehre von der successiven Entwicklung der Erhaltungsfunktionen. Der Name

»Entwicklungsphysiologie« würde also, wenn auf die »ursächliche Gestaltungslehre« der Organismen angewandt, fortwährend zu Verwechselungen mit dieser eingeengten »physiologischen Entwicklungsgeschichte« geführt haben.

Aber noch ein anderer, wenn auch mehr praktischer als wissenschaftlicher, so doch gleichfalls für das Gedeihen unserer Disciplin wichtiger Grund ließ mir die Annahme der Bezeichnung Entwicklungsphysiologie für dieselbe als nicht günstig erscheinen.

Mit der Gründung ordentlicher Professuren für Physiologie in der medicinischen Fakultät, unter Abzweigung dieser Disciplin von der Anatomie, war die erwähnte Beschränkung des Forschungsgebietes der ersteren auf die »Erhaltungsfunktionen« eingetreten; seitdem ist die Physiologie in dieser Fakultät ein besonderer Berufszweig mit einem vollkommen auf die Thätigkeit innerhalb dieses begrenzten Gebietes eingeschränktem Avancement der Aspiranten geworden.

Ein »Entwicklungsphysiologe«, der hauptsächlich in unserem »morphologischen« Sinne geforscht hat, würde bei der jetzigen Generation nicht auf einen Lehrstuhl der »Physiologie« berufen werden. Andererseits würde dieser Name wohl schon genügen, dem betreffenden Forscher bei derselben Generation auch die Lehrstühle der Anatomie zu verschließen; denn es würde gegen ihn der Einwand erhoben werden: »der Mann ist ja Physiolog, wir brauchen einen Anatomen«. Es ist zu bezweifeln, ob es möglich sein würde, den in der früheren Auffassung aufgewachsenen Vertretern der seiner Thätigkeit ferner stehenden, praktischen medicinischen Lehrfächer genügend darzulegen, dass die von diesem Autor gepflegte »Entwicklungsphysiologie« trotz ihres Namens eine morphologische, also eine vielmehr an die Arbeits-, Denk- und Unterrichtsweise der Anatomie als der derzeitigen Physiologie sich anschließende Disciplin ist.

Wenn aber ein neues Gebiet, so lange, bis es allgemein anerkannt ist, seinen Bearbeitern keine Stellung zu bieten vermag, finden sich naturgemäß auch nur sehr wenige Pfleger für dasselbe; und die Übergangszeit, bis diese Arbeit anerkannt und lohnend wird, dehnt sich außerordentlich in die Länge.

Aus diesen Gründen wurde die Annahme der von mir zunächst erwogenen (und jüngst von H. DRIESCH empfohlenen) Bezeichnung »Entwicklungsphysiologie« für das Gebiet der jetzigen Entwicklungsmechanik von mir bei Seite gelassen; dies geschah also in Folge historisch begründeter, zur Zeit bestehender Verhältnisse.

Auf dem Gebiete der pflanzlichen Forschung dagegen war und ist die Sachlage aus äußeren und inneren Gründen eine andere. Hier existirt eine Arbeitstheilung in Professuren für die Erhaltungsfunktionen und in solche für die morphologischen Leistungen der Pflanzen nicht; ebenso wenig war hier die allein deskriptive Behandlung der Entwicklungsgeschichte üblich; letzteres wohl in Folge des Umstandes, dass die Pflanzengestaltung viel mehr von den äußeren Umständen wie Schwere, Licht, Wärme, Feuchtigkeit abhängt, also nicht so sehr Selbstdifferenzirung ist wie die Entwicklung der thierischen Lebewesen. Dadurch war man von vorn herein mehr auf die Erforschung ursächlicher Verhältnisse hingewiesen, und hat in Folge dessen mit der Erforschung der normalen gestaltenden Wirkungen der »äußeren Umstände« die causale Forschung begonnen; und diese ist bereits ziemlich weit fortgeführt. Wir dagegen hatten von Anfang an unsere causalen Bestrebungen auf die Erforschung der inneren Ursachen der thierischen Ontogenese gerichtet, nachdem wir zunächst ermittelt hatten, dass zur typischen thierischen Entwicklung eines Wirbelthieres gestaltende äußere Einwirkungen »nicht nöthig« sind (s. 1, Bd. II. pag. 422).

Auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie, deren Vertreter bekanntlich auch die Pflanzenanatomie lehren, bestand also keine solche Veranlassung zu besonderer Einführung und Benennung einer direkten oder exakten causalen morphologischen Forschungsrichtung, wie auf den Gebieten der zoobiologischen Forschung: der menschlichen Anatomie und Physiologie sowie der Zoologie.

Für den neuen Theil dieses zoobiologischen Gebietes bedurfte es dagegen einer neuen Bezeichnung.

Zunächst wandte ich für unser Gebiet die Bezeichnung causale Morphologie an, um die bezüglichen Bestrebungen von der zur damaligen Zeit herrschenden »Morphologie« zu unterscheiden. Denn unter dem Worte Morphologie verstand man damals, nicht ohne willkürliche Beschränkung des universellen Wortbegriffes *λόγος*, ausschließlich die Erklärung der organischen Formen mit Hilfe der Vergleichung; da die vergleichende Anatomie dieses Wort, welches die gesammte Formenlehre umfasst, in diesem Sinne specialisirt hatte. Allerdings hat sie dabei den zu ihrer Zeit vorgefundenen historischen, rein deskriptiven Wortinhalt zugleich sehr wesentlich erweitert.

In der Bezeichnung »causale Morphologie« fehlte aber die

Bezeichnung der Entwicklung, welche doch den Haupttheil des Gestaltungsgeschehens ausmacht, gegen den die bloße Erhaltung des Entwickelten untergeordnet scheint. Zudem glaubte und glaube ich, dass Wirkungsweisen, welche die Entwicklung, wenigstens die letzte Periode derselben, bedingen, auch größtentheils die strukturelle Erhaltung des Entwickelten vermitteln. Es schien daher angemessen, diese, als das Wesentlichste, in dem Namen mit zum Ausdruck zu bringen.

Aus diesem Grunde wählte ich als Titel eines in der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur zu Breslau am 15. Februar 1884 erstatteten Berichtes über die später im ersten Beitrag zur Entwicklungsmechanik mitgetheilten Experimente die Überschrift: »Vorläufige Mittheilung über causal-ontogenetische Experimente«; und ich gedachte damals die beabsichtigte Reihe von Untersuchungen, unter dem Titel: »Beiträge zur kausalen Ontogenie« zu veröffentlichen, da ich voraussichtlich nicht über causale Phylogenie arbeiten würde.

Dieser, aus zwei Worten gebildete Name schien mir aber bei weiterer Überlegung keine rechte Aussicht auf allgemeine Verbreitung zu haben. In diesem Stadium besprach ich mich mit dem berühmten Physiologen RUDOLF HEIDENHAIN; und dieser schlug mir die Bezeichnung »Entwicklungsmechanik« vor.

Dieses Wort sprach mich sehr an. Ich fühlte zwar sogleich, dass dabei das Wort Mechanik in einem weiteren Sinne gebraucht werden müsse als in der Schulphysik. Die höhere theoretische Physik hatte ja den Begriff der Mechanik schon sehr erweitert. So sagt z. B. H. HERTZ in der Einleitung zu seinem Buche über die Principien der Mechanik rückschauend (28): »Alle Physiker sind einstimmig darin, dass es die Aufgabe der Physik sei, die Erscheinungen der Natur auf die einfachen Gesetze der Mechanik zurückzuführen.«

Da aber die Entwicklungsmechanik, so weit sie exakte Wissenschaft ist oder sein kann, nur eine angewandte Wissenschaft, nämlich Anwendung der Mutterwissenschaften: Physik, Chemie und Mathematik auf die Gestaltungsvorgänge des Lebens ist, so haben wir uns dieser bekannten Auffassung aller Physiker von vorn herein angeschlossen.

Alles physikalische und chemische »Geschehen« ist »Änderung«, muss sich also auf »Bewegung« zurückführen lassen. Die Bewegungslehre oder die Mechanik umfasst im weitesten

Sinne genommen also »alles Geschehen«, auch das thermische, optische, elektrische sowie das chemische Geschehen, denn Alles beruht auf Bewegung von Ponderablem oder Imponderablem. Eine davon abweichende Auffassung müsste annehmen, dass es Geschehen geben könne, welches nicht in Bewegung besteht. Wir als empirische Forscher rechnen nicht mit dieser Annahme.

Die Entwicklung besteht in formalen (incl. strukturellen) und sogen. qualitativen (chemischen) Änderungen; diese fassen wir als Bewegungen auf, auch die chemischen Änderungen.

Entwickelungsmechanik bedeutet also die Lehre von den »Entwicklungsbewegungen«. Die Mechanik ist überwiegend unter Zugrundelegung von Ursachen betrieben worden; erst spät hat AMPÈRE eine Zerlegung derselben in zwei Abtheilungen, in eine die Bewegungen bloß beschreibende (Kinematik) und in eine mit dem Ursachenbegriff arbeitende Abtheilung (Kinetik) eingeführt.

Der universellen Auffassung der Mechanik entsprechend bestrebte sich H. HERTZ (28, pag. XXIV) eine derartige Zusammenstellung der Gesetze der Mechanik zu geben, dass es »keine natürliche Bewegung geben soll, welche ihren Forderungen nicht gehorcht«; wie sie andererseits »auch keine Bewegung zulassen soll, deren Vorkommen in der Natur schon nach dem Stande unserer heutigen Erfahrung ausgeschlossen ist«.

Diese »universelle Mechanik« der Physiker entspricht zugleich der gleichfalls von mir herangezogenen, von den Philosophen begründeten »mechanischen Naturansicht« im allgemeinsten Sinne des Wortes.

Das Princip dieses Mechanismus besteht nach HERM. LOTZE (31, pag. 69) in Folgendem: »Alles Geschehen in der Natur beruht auf realen Elementen, welche, wenn sie auch nicht Eines Stoffes sind, sich doch als Modifikationen eines einzigen, d. h. als vergleichbare Massen ansehen lassen. Welches auch die inneren Zustände sein mögen, in welche diese Elemente durch ihre Wechselwirkung gerathen, immer sind die bewegenden Kräfte, in welchen dieselben sich äußern, unter einander vergleichbar und die Änderungen derselben an bestimmte mathematische Bedingungen (der Lage, Entfernung etc.) geknüpft.« »In jedem Augenblick also, in welchem zwei Wesen a und b in irgend einer Beziehung C sich befinden, liegt in diesem Umstand der vollständige Grund zu einer und nur zu einer Folge x ; und überall, wenn entweder a oder b oder C oder alle zusammen sich ändern, lässt sich nach einem

konstanten Gesetz die damit nothwendig verknüpfte Änderung der Folge x in ξ berechnen. Das heißt mit anderen Worten: jeder augenblickliche Zustand eines Wesens, in Verbindung mit einer bestimmten Summe äußerer Umstände, kann immer nur Eine bestimmte Wirkung hervorbringen, und umgekehrt: jede entstehende Wirkung ist das, was aus jenen gegebenen Bedingungen mit Nothwendigkeit fließt.*

Es wird wohl kaum Jemand in Abrede stellen, dass diese Auffassung auch in vollem Sinne für das Geschehen auf dem von uns mit dem Namen Entwicklungsmechanik bezeichneten Gebiete der »causalen Entwicklungslehre« gilt¹⁾.

H. DRIESCH erhebt jedoch den Einwand (dies Archiv. Bd. V. pag. 133), dass bei dieser allgemeinen Deutung des Wortes Entwicklungsmechanik, das Wort zu inhaltsleer sei, »denn der ‚Causalität unterstehendes Geschehen‘ würden die Lebensphänomene auch dann sein, wenn es sich als nöthig erweisen sollte, an Stelle einer ‚Maschinentheorie des Lebens‘ eine Theorie des Vitalismus zu begründen«.

In diesem Einwurf sehe ich im Gegentheil eine Anerkennung meiner Absicht; denn diese ging dahin, das Gebiet von vorn herein möglichst weit: alles Causale umfassend, abzustecken, wenn ich auch die nächsten Aufgaben ziemlich eng umgrenzt habe.

Aus diesen Gründen halten wir die Bezeichnung »Entwicklungsmechanik« für das von uns abgegrenzte Gebiet für angemessen und bezeichnend. Aber selbst wenn die Bezeichnung weniger passend wäre, so würde dies an sich noch kein Grund sein, sie desshalb nachträglich abzuändern, sofern nicht eine Bezeichnung vorgeschlagen wird, die so gut ist, dass sie nach ihrem Auftauchen ganz von selber sich ausbreitet; denn anderen Falls führt jede nachträgliche Namensänderung Verwirrung herbei.

Die von DRIESCH angewendeten Bezeichnungen: Entwicklungsanalyse und Variationsanalyse scheinen mir brauchbare Unterbezeichnungen zu sein; ich glaube aber nicht, dass sie sich eignen, die

¹⁾ Der Vollständigkeit halber sei noch bemerkt, was aber wohl jedem unbefangenen Leser bereits genügend klar geworden ist, dass wir bei den Ausdrücken »causales Denken« resp. »causale Forschung« nicht jene principielle erkenntnistheoretische Feststellung im Auge haben, nach welcher die »Causalität« eines der integrierenden Elemente allen Denkens darstellt, sondern ein Denken (resp. Forschen), welches speciell und in jedem Falle auf die Ursache der beobachteten Thatsachen, auf ihr Auf- und Auseinander, auf ihren »Causalnexus« gerichtet ist (also die cogitatio causarum).

Bezeichnung ontogenetische und phylogenetische Entwicklungsmechanik zu ersetzen.

Es ist überhaupt viel wichtiger, dass für ein bestimmtes Gebiet ein Name gegeben und bestimmt definirt ist, als wie er selber lautet. Daher sei daran erinnert, dass sehr viele Namen in der Wissenschaft in einem Sinne gebraucht werden, der dem etymologischen Wortinhalt nicht entspricht.

Um einige Beispiele anzuführen, so erinnern wir zunächst an das Wort *Entwicklung*. Dieser Name passt streng genommen nur für das letzte Stadium der Blüten- und Blattbildung, also für die Entfaltung. Gleichwohl wird er auf die Bildung aller Lebewesen im Einzelnen und des ganzen Reiches derselben sowie auf vieles geistige Geschehen widerspruchlos angewendet. Wer protestirt gegen: die Entwicklung des Geistes, der Volkswirtschaft, der Krystalle (obschon letzteren Falles nur immer gleiche Aneinanderlegung einander gleicher Theile stattfindet?)

Unter *Naturrecht* versteht der Jurist ungefähr das Gegentheil von dem, was sich der Laie darunter denkt. Unter *Naturgesetz* versteht man etwas, das nie »festgesetzt« worden ist, sondern was in jedem Falle von selber mit Nothwendigkeit aus den Eigenschaften der beteiligten Faktoren sive Komponenten sich ergibt; dies ist der Grund für meinen Vorschlag, so weit es einfacher wirkt, dafür die Bezeichnung beständige Wirkungsweise zu gebrauchen (s. 1, Bd. I. pag. 803 und 2, pag. 2).

Das Wort *Ursache* ist gleichfalls eine unzutreffende Bezeichnung; denn wir verstehen darunter nicht ein Ding, eine Sache, sondern stets ein Geschehen, ein Wirken; darauf beruht die Formulierung des qualitativen Theiles unserer causalen Aufgabe als die Ermittlung der gestaltenden Wirkungsweisen. Statt *Ursache* wäre also besser zu sagen: *Urvorgang*, *Urgeschehen*.

Unter *Angiologie* (von *αγγειον*, Gefäß, Behältnis) versteht man bloß die Lehre von den Blut- und Lymphgefäßen, nicht aber von den Harn- und Gallengefäßen. Die Venen heißen noch »Blutadern« und die Schlagadern werden immer noch Arterien (Luftröhren, von *ἀήρ*, die Luft) benannt, obgleich beide Blut führen.

Chirurgie (von *χειρ*, und *ἔργειν*, thun) bedeutet das Handwerk, das Werk der Hände, also nicht bloß das Handwerk in der Heilkunde; und in dieser wird es wieder nicht für alles Thun mit der Hand, z. B. nicht für die *Palpation* gebraucht.

Chemie (von *χημεία*) ist ursprünglich die Lehre von den

Säften; das Specifische des jetzigen Wortinhaltes ist erst nachträglich hineingelegt worden; denn Physik (von φύσις, die Natur; θεωρία φυσική, die Naturlehre) umfasst an sich auch diesen Theil mit.

Physiologie bedeutet an sich ganz dasselbe wie Physik; dass darunter bloß die Lehre von den Lebensvorgängen verstanden wird, ist in keiner Weise etymologisch begründet.

Und schließlich das uns speciell angehende Wort **Mechanik** (von μηχανή, das Werkzeug dies von μέχος, das Mittel, Hilfsmittel) bezeichnet an sich nicht die Bewegungslehre, sondern als μηχανική τέχνη die Kunst, Werkzeuge oder Maschinen zu erfinden und zusammenzusetzen und als μηχανική θεωρία die Lehre davon, also etwa unsere heutige theoretische Maschinenlehre.

Man sieht also, dass sehr häufig das Specifische, das wir jetzt mit einem wissenschaftlichen Terminus verbinden, gar nicht im Wortinhalte desselben enthalten war, sondern erst nachträglich durch den Gebrauch hineingelegt worden ist. Zugleich erkennen wir wohl aus diesen Beispielen, dass die von uns angenommene Verwendung des Wortes Entwicklungsmechanik sich, im Verhältnis zu vielen anderen Terminis, sogar recht leicht an das Vorgefundene anschließt, dass eigentlich nichts vollständig Neues dem vorgefundenen Inhalt zugefügt worden, sondern bloß eine bereits von den modernen Physikern gemachte Anwendung desselben auf ein Specialgebiet übertragen worden ist.

IV. Über O. Hertwig's Kritik meiner speciellen entwickelungsmechanischen Untersuchungen.

In der zweiten, größeren Hälfte seiner Schrift, behandelt HERTWIG, wie er sagt, als »Ergänzung« des ersten, allgemeinen Theiles, einige meiner Specialuntersuchungen unter dem Titel: Kritische Bemerkungen zu den entwickelungsmechanischen Naturgesetzen von ROUX.

Wenn wir ebenso ausführlich sein wollten, wie HERTWIG, so hätten wir jetzt die Geduld unserer Leser noch mit über 100 Seiten in Anspruch zu nehmen.

Da jedoch dieser zweite Theil bloß Specialarbeiten von mir, also nur specielle Ausführungen kleiner Theile unseres Programms betrifft, so hat er weniger allgemeine Bedeutung; wir werden uns schon aus diesem Grunde hier kürzer fassen können. Auch werden wir, wenn eine irreführende Wirkung von HERTWIG's Ausführungen dies

als nöthig erweisen sollte, das hier Unterlassene jeder Zeit nachholen können.

Da wir aber bereits aus den vorstehenden Darlegungen sowohl die wenig vertrauenswürdige Methode seiner Polemik, wie sein nicht ausreichendes Verständnis für causale Dinge kennen gelernt haben, so können wir uns auch aus diesem Grunde hier auf Weniges beschränken.

Dieser zweite Theil des HERTWIG'schen Buches besteht aus vier »Studien«, von denen eine bloß theoretische Definitionen von mir behandelt. Indem wir diesen Theil übergehen, begnügen wir uns, von jedem der drei anderen Theile die hauptsächlichsten Unrichtigkeiten nachzuweisen.

In der ersten Studie führt HERTWIG gegen meine Mosaiktheorie neben Wiederholung alter, längst widerlegter Einwendungen jetzt als neues Argument an, dass nach meiner eigenen Mittheilung die Mehrzahl der (im Jahre 1887) auf der Naturforscherversammlung in Wiesbaden demonstirten noch nicht mikrotomirten Hemiembryonen so hart gewesen sei, dass die später angefertigten Schnitte großentheils nicht gut waren. Er folgert daraus pag. 126, dass mein Beobachtungsmaterial überhaupt so schlecht sei, dass es nichts beweise, und unterlässt, dazu mitzutheilen, dass ich dem Anatomenkongress zu Wien (1892) wie der pathologischen Sektion der Naturforscherversammlung zu Wien (1892) tadellose Schnitte von Hemiembryonen demonstirt habe, sowie dass auch BARFURTH, H. ENDRES und T. H. MORGAN solche Embryonen aus Amphibieneiern erhalten haben¹⁾. Für HERTWIG existiren diese Hemiembryonen, deren Schnitte nun schon weit über zweihundert Fachmänner gesehen haben, noch immer nicht, da sie seine Theorie umstoßen würden.

¹⁾ Wennschon meine Präparate nach HERTWIG's Meinung, der sie allerdings nicht gesehen hat, so mangelhaft sein sollen, obwohl sie bereitwilligst drei Kongressen von Fachmännern, einigen naturwissenschaftlichen Vereinen und Ärzteversammlungen (zu Innsbruck und Halle), sowie zahlreichen persönlichen Gästen von mir demonstirt worden sind, so liegt wohl die Frage nahe: wie mögen O. HERTWIG's Präparate sein, der keinem Kongress von Fachmännern Präparate über die wichtigeren seiner Arbeiten demonstirt hat, nachdem auf der Naturforscherversammlung zu Freiburg Niemand aus seinen Präparaten den Beweis für seine auf Grund der exakten Beobachtungen von HATSCHEK (übrigens richtig) erschlossene Abstammung des mittleren Keimblattes des Frosches zu entnehmen vermocht hatte? Hat z. B. Jemand die seine Darlegungen beweisenden Ascaris-Präparate gesehen?

Dass eine rund gewordene, also ihrer Halbeigestalt beraubte, isolirte erste Furchungszelle von vorn herein einen ganzen Embryo bilden kann, glaubt HERTWIG als mir neu mittheilen und gegen mich verwenden zu können, während ich diese Ansicht selber vertreten habe (s. 1, Bd. II. pag. 932—938; 34, pag. 148; 35, pag. 597).

Dann schlägt der Autor plötzlich die Volte und giebt pag. 128 zu, dass er selber bei seinen Versuchen Hemiembryones laterales, »allerdings nur in geringer Anzahl«, erhalten habe. Ich konnte ihm nach seiner früheren Mittheilung nur einen solchen Hemiembryo oktroyiren.

Diese Hemiembryonen werden dann von ihm auf die einfachste Weise, wie er glaubt, für die Mosaiktheorie beseitigt, indem er meint, es seien Asyntaxien, also Embryonen mit offenbleibendem Urmund und entsprechender Nichtvereinigung der Medullaranlage (von der aber hier eben die eine Hälfte ganz fehlt! Ref.). Er deutet sie folgendermaßen: ein außerordentlich weiter Urmund, der sich in Folge einer lokalisirten Schädlichkeit nicht hat schließen können und daher (!) einen Hemiembryo lateralis bilden musste. Letztere Stelle lautet wörtlich: »so muss¹⁾ ein Hemiembryo lateralis zu Stande kommen, wenn der angelegte Theil des Urmundrings sich in Chorda und »halbe« Medullarplatte weiter zu differenziren beginnt«. Ja, wenn! Aber warum thut er das, was so ganz meinen Auffassungen entspricht und HERTWIG's Auffassungen widerspricht; und warum gerade ein Hemiembryo lateralis, nicht anterior oder posterior oder $\frac{3}{8}$ rechts und $\frac{1}{8}$ links? Zudem verfüge ich über Hemiembryones laterales, in denen die andere Eihälfte gar nicht in Zellen zerlegt ist, also nicht eine »lokalisirte Schädlichkeit« »hindernd« wirkte. Nach HERTWIG ist ja überhaupt das Ganze, die Zusammenwirkung aller Theile zur Differenzirung der einzelnen Theile nöthig; während nach meiner Auffassung die durch die Furchung abgegrenzten Hälften und Viertel des Eies selbständig sich entwickeln können, so wie es hier bei HERTWIG's Hemiembryonen auch geschehen ist.

Darauf bringt noch HERTWIG einige bereits von mir gemachte Schilderungen über Postgeneration als seine eigenen Beobachtungen.

Weiter verwendet HERTWIG die Ergebnisse an während der Furchung deformirten, gepressten Eiern gegen mich, indem er, wie früher, immer noch als selbstverständlich annimmt, dass die Entwicklungsvorgänge auch bei starker Deformation der Eier die

¹⁾ Vom Referenten im Druck hervorgehoben.

normalen seien; während ich annehme, dass dabei auch die Vorgänge der Furchung alteriert und Regulationsvorgänge ausgelöst werden. Diesen, von mir wiederholt dargelegten Kernpunkt unserer Differenz (s. 1, Bd. II. pag. 885, 887, 1014) verschweigt HERTWIG auch hier wieder konsequent. Bei dieser Regulation nehme ich keine für diese Fälle qualitativ neuen, sondern nur die auch für die »Regeneration durch Umdifferenzierung« nötigen Wirkungsweisen an. Dadurch wird meine Annahme, welche für die Furchung allein betrachtet, komplizierter erscheint, als die meiner bezüglichen Gegner, doch wieder vereinfacht, da diese die Entstehung der Hemiembryonen nicht genügend ableiten können.

Für normale Fälle habe ich neben PFLÜGER und nach NEWPORT (HERTWIG nennt hier wie gewöhnlich an Stellen, wo er gegen von mir und Anderen ermittelte Thatsachen opponiert, bloß mich) die Koincidenz der ersten Furche und der Medianebene des Froschembryo erwiesen; zugleich habe ich gezeigt, dass mit jeder Stunde nach der Anlage des Urmundes die vorher beobachtete Koincidenz durch nachträgliche Drehung der Eier vermindert wird, so dass nach wenigen Stunden keine Spur der früheren Koincidenz mehr erkennbar ist. Daher nahm ich an, dass die in guten Versuchsreihen auch zur Zeit der Anlage des Urmunds noch bei 10% der Fälle vorhandenen Abweichungen in Größe von wenigen Graden auch schon durch solche, aber etwas früher stattgefundenen Drehungen bedingt seien, und dass die in den 90% anderen Fällen sich bekundende Regel auch für diese Fälle gelte.

Die zweite »Studie« handelt über »Die Kopulationsbahn«. Sie beginnt mit dem als Motto vorausgesetzten Ausspruch von mir, dass die kausalen Forscher ihre Arbeit nicht damit beginnen können, die nicht bewiesenen und nach meiner Meinung durch Beobachtung des normalen Geschehens nicht beweisbaren kausalen Aussprüche deskriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen, sondern, dass sie besser da anfangen, wo die eigene Analyse sie hinführt. HERTWIG zerreißt den Zusammenhang zweier Sätze von mir und setzt beide Male (pag. 132 und pag. 145) statt diese (das heißt die kausalen) Aussprüche deskriptiver Forscher allgemein: »die Aussprüche deskriptiver Forscher«, was meiner Äußerung allerdings eine wesentlich andere, wenig begründete und stark verletzende Bedeutung gibt.

Über die Sache selber ist Folgendes zu sagen: Es war zur Zeit meiner Versuche bezüglich der Amphibieneier nichts darüber bekannt, ob eine unsichtbare Mikropyle vorhanden sei oder

nicht, ob also das Ei von einem im Voraus schon bestimmten Meridiane aus befruchtet wird oder nicht. Ich zeigte durch künstliche lokalisirte Befruchtung: erstens dass man das Froschei von jedem beliebigen Meridian aus befruchten kann; zweitens dass unter normalen Verhältnissen, das heißt, wenn das Ei nicht in schiefer Zwangslage seiner Eiachse sich befindet und auch selber normal beschaffen ist, die erste Theilungsebene durch diesen von uns bestimmten senkrechten Meridian geht, drittens dass der »Befruchtungsmeridian« zur Medianebene des Embryo wird, und viertens dass diejenige Hälfte des Eies, welche vom Samenkörper durchsetzt ist, zufolge dabei bewirkter Anordnung der verschiedenen Dotterbestandtheile zur »caudalen« Hälfte des Embryo wird. Das war doch immerhin wissenswerth? (s. o. pag. 300—304.)

Hierbei, also unter ganz normalen Verhältnissen, fallen der erste und zweite Theil der intraovalen Bahn des Samenkörpers: die Penetrationsbahn und die Kopulationsbahn in die senkrechte Meridianebene der Eintrittsstelle des Samenkörpers.

Unter nur wenig abnormen Verhältnissen, nämlich bei Zwangslage des Eies in geringer Schiefstellung der Eiachse, war dagegen die Bahn des Samenkörpers im Ei aus dieser Meridianebene etwas herausgebogen; die erste Theilung des Eies erfolgte nun in der Richtung der letzteren Bahnstrecke: der Kopulationsbahn. Diese letztere Strecke ist also ursächlich das Wesentlichere; und der erstere Fall, dass die erste Theilungsebene durch den senkrechten Meridian der Eintrittsstelle des Samenkörpers in den Eileib geht, ist somit bloß dadurch bedingt, dass unter normalen Verhältnissen (das heißt hier, wenn das Ei die der Anordnung seiner verschieden specifisch schweren Dottertheile entsprechende Einstellung seiner Eiachse gegen die Horizontale hat) die ganze Bahn des Samenkörpers in der durch die Eintrittsstelle bezeichneten senkrechten Meridianebene gelegen ist. Aus dieser Ebene kann die Bahn aber durch innere Strömungen im Dotter, wie sie bei erzwungener, dem ungleichen specifischen Gewichte der verschiedenen Theile nicht entsprechender Einstellung des Eies in Folge von Einwirkung der Schwerkraft entstehen, leicht abgelenkt werden. Dies hat wohl nichts Verwunderliches an sich.

Bei starker Zwangslage, das heißt bei Fixation des Eies in starker Schiefstellung der Eiachse, finden nun durch Wirkung der Schwerkraft auf die ungleich specifisch schweren Dottertheile stärkere innere Strömungen statt, welche die normale, um die Eiachse nach

allen Richtungen hin ziemlich gleiche, Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen des Froscheies (s. o. pag. 302), wie BORN gezeigt hat, in eine ausgesprochen bilateral-symmetrische Anordnung umändern. Hierbei wird die erste Theilungsrichtung des Eies überwiegend durch diese neue, differente, nicht mehr allseitig gleiche Anordnung bestimmt, indem die erste Furche zumeist, aber nicht immer, entweder ganz oder annähernd parallel oder rechtwinkelig zu dieser Symmetrieebene steht. Ich habe geschlossen, dass dabei die kopulirten Kerne gedreht werden, ähnlich, wie es nach L. AUERBACH, bei dem auch äußerlich schon länglichen Ei von *Ascaris nigrovenosa* geschieht. Auf das Genauere und auf die bei Abweichungen davon stattfindende nachträgliche Umordnung des Rindenpigmentes symmetrisch zur ersten (resp. zweiten) Furche kann hier nicht eingegangen werden (s. o. pag. 301—303).

HERTWIG verschweigt in seinem Bericht wieder alles zu einem richtigen Verständnis Wesentliche. Da ihm, wie wir oben (pag. 295—302) schon erfahren haben, der Unterschied von »Regeln« und »(Wirkungs-)Gesetzen« nicht bekannt ist, so bezeichnet er meine, diesen verschiedenen Wirkungen entsprechenden Formulierungen als »Verwandlungen« meiner Ansichten, obgleich sie alle in derselben Abhandlung von mir vertreten werden.

Das sind aber keine Wandlungen meiner Ansichten, sondern verschiedene feststehende Thatssachen, die beobachtet sind und von denen jede stets unter den angegebenen Verhältnissen stattfindet. Sie beziehen sich auf die Theilungsrichtung des Eileibes; und diese hängt also von sehr verschiedenen Verhältnissen ab, die wir durch meine Versuche kennen lernten. HERTWIG meint dagegen, die Ergebnisse widersprächen sich, so dass die ersteren Ergebnisse unrichtig sein müssten (!) (pag. 146). Diese am Froschei durch die experimentelle Methode gewonnenen Ergebnisse habe ich dann diskutirt, und bin dabei zu dem Resultat gekommen, dass sie in Bezug auf den Kern mit bezüglichen früheren Beobachtungen deskriptiver Forscher an anderen Eiern gut übereinstimmen, und habe diese Übereinstimmung unter direkter Bezugnahme auf VAN BENEDEN's berühmte Arbeit konstatirt. HERTWIG verschweigt letzteres und macht sogar seine Leser glauben, ich hätte mir VAN BENEDEN's Verdienste anzueignen versucht.

HERTWIG beruft sich danach auf R. FICK's am Axolotlei gewonnene, von denen des ganz normalen Froscheies abweichende Befunde hinsichtlich der Richtung der Pigmentstraße (26). Diese

Befunde FICK's entsprechen aber den von mir bei Zwangslage der Froscheier erhaltenen Ergebnissen. FICK hat diese, für seine Eier mindestens diskutabile Möglichkeit gar nicht berücksichtigt (s. oben pag. 269) und sie daher auch nicht sachlich geprüft; er hat vielmehr stillschweigend angenommen, dass die Verhältnisse seiner Eier ganz denen normaler Froscheier entsprächen, und hat daher eine auffällige Differenz unser beider Befunde konstatiren zu können geglaubt, aus welcher HERTWIG sogleich den Schluss zieht, dass meine Beobachtungen unrichtig seien.

Dieser Schluss wäre aber durchaus unzulässig, selbst wenn sich herausstellen sollte, dass bei Axolotleiern, welche von vorn herein mit der Eiachse zwanglos eingestellt waren, diese von FICK beschriebenen Biegungen der Bahn des Samenkörpers vorkämen; denn eine bei dem einen Thier sicher konstatierte Thatsache kann nicht durch Beobachtungen an einem anderen Thiere umgestoßen werden.

Noch rechtzeitig, um ihre Besprechung hier einfügen zu können, erhalte ich eine unter HERTWIG's Leitung gemachte Dissertation von L. MICHAELIS über »die Richtungsbestimmung der ersten Furche des Eies«. Der Autor berichtet, dass er bei allen seinen neun Fällen von zur Zeit der ersten Furche noch vorhandener Pigmentstraße des Samenkörpers im Ei von *Rana fusca* kein Zusammenfallen der ersten Furche weder mit der Penetrationsbahn noch mit der Kopulationsbahn gefunden habe; nur in einem Falle ging die Furche durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers, wich aber dann von der Pigmentstraße ab.

Der Autor zieht daraus den Schluss, dass meine Angaben über das Zusammenfallen und die daraus abgeleitete Folgerung unrichtig seien¹⁾. Ich bedaure dem widersprechen zu müssen, halte vielmehr

¹⁾ Wir wollen wünschen, dass O. HERTWIG für die wichtigeren seiner späteren, nicht mehr unter dem Einflusse GEGENBAUR's gemachten Abhandlungen, welche meist unter sehr geschickter Verwendung und Deutung der exakten Beobachtungen anderer Autoren verfasst sind, ebenso gute und beweisende Präparate habe, als ich für diese nach ihm nicht existirende Bestimmung der Richtung der ersten Furche des Eies durch die Lage der Befruchtungsstelle desselben. Siehe auch oben pag. 318 Anm.

Mir wird es ein Vergnügen sein, auch diese meine, jetzt angefochtenen Präparate, für die sich bisher Niemand interessirte, jedem Kollegen, der es wünscht, hier zu demonstrieren. Halle liegt ja sehr central, so dass man oft durchreist; es bedarf nur der vorherigen Benachrichtigung durch eine Postkarte und des Überschlagens eines Zuges, um die Gelegenheit zu dieser Besichtigung zu haben.

meine Angaben vollkommen aufrecht; da das von mir gesehene Zusammenfallen der Richtung der ersten Furchungsebene mit der Penetrationsbahn und Kopulationsbahn bei etwa 70%, für die Kopulationsbahn allein bei 90% der geprüften Eier zutraf. Selbst bei *Rana esculenta*, wo die Pigmentstraße innerhalb des Eies zur Zeit der ersten Furche nur selten noch zu sehen ist, kann man, wenn — wie es gegen Ende der Laichperiode häufig der Fall ist, — ein »Samenfleck« am Ei (BORN) erkennbar ist, überwiegend häufig wahrnehmen, dass die erste Furche ihn theilt oder dicht neben ihm einschneidet, sofern die Eier von vorn herein vollkommen zwanglos gehalten waren.

Leider berichtet HERTWIG's Schüler über die Aufsetzung und Zwangloshaltung der Eier, also über den für diesen Versuch wichtigsten Umstand, der den Versuch erst zu einem analytischen macht, kein Wort; er scheint ihm also keine besondere Aufmerksamkeit zugewendet zu haben.

Für solchen Versuch setzt man (s. o. pag. 301), um sicher zu gehen, die Eier einzeln auf und zwar gleich mit dem weißen Pol ganz nach unten, und setzt bald (5 Minuten) nach der Besamung viel Wasser zu. Mindestens aber ist dafür zu sorgen, dass die Eier derartig in der Schale vertheilt werden, dass sie einzeln liegen, dass die »Samenflüssigkeit« (der kein Salz zugesetzt ist) von Anfang höher steht als die Eier, und dass auch nach dem Abgießen des Samens das zugesetzte Wasser die Eier übersteigt. Die einzige von MICHAELIS gemachte Angabe, die, dass die übrigen Eier des Weibchens »normale Embryonen lieferten« beweist nichts für normalen Verlauf des Anfanges der Entwicklung, also der Vorgänge vor und bei der ersten Furchung. Haben dagegen in den Schalen von HERTWIG-MICHAELIS die Eier während der ersten Stunde nach der Besamung, wie es bei der künstlichen Befruchtung zumeist geschieht, in einer Schicht dicht gedrängt, oder gar in zwei Schichten auf einander oder in Klumpen gelegen, so ist bei vielen Eiern Zwangslage während des Befruchtungsaktes vorhanden gewesen, selbst wenn sich die Eier mit nur geringer Verzögerung »gedreht«, also nur wenig verspätet mit ihren hellen Polen nach unten gewendet haben¹⁾.

¹⁾ Auch in dieser Arbeit ist, wie immer bei HERTWIG, die Konstatirung der Übereinstimmungen seiner Befunde und Auffassungen mit den meinen, früheren aufs Äußerste beschränkt oder ganz unterlassen. Dahin gehört hier z. B., dass ich (schon 1885) die Bestimmung der Richtung der ersten Furche für das ziemlich »runde« Froschei (in welchem auch HERTWIG

Weiterhin berichtet O. HERTWIG's Schüler auch nichts über die ungefähre Größe der Winkel, um welche in seinen Fällen die Eintrittsstellen des Samenkörpers an der Eiperipherie von den ersten Furchungsebenen entfernt waren, also nichts über die »Vertheilung« der Abweichungen auf die Winkel von 0—90°. Wir

damals noch keine »Richtung der größten Protoplasmamasse« vor der ersten Furchung angenommen hatte, welche nach ihm die Richtung der ersten Furchung bestimmen könnte, s. u. pag. 339) von der bilateralsymmetrischen Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen ableitete; ferner dass schwimmende befruchtete Eier sich nach dem Umstoßen viel rascher zurückdrehen als schwimmende unbefruchtete (s. I, Bd. II. pag. 261, 291); wie denn auch die von ihm verwendete Schiefstellung der Eiaxse bei *Rana esculenta* von mir ermittelt und erklärt worden ist (I, Bd. II. pag. 295).

HERTWIG-MICHAELIS verwenden ferner bei ihrer bloß für *Rana fusca* gegebenen Ableitung eine angeblich normale Schiefeinstellung der Eiaxse dieser Species um 45°; dies geschieht unter Berufung auf O. SCHULTZE's frühere Angaben. Dieser Autor hat aber auf Grund meiner Widerlegung (I, Bd. II. pag. 258) diese Angabe auf der Anatomenversammlung zu Straßburg zurückgezogen und meiner Aufklärung zugestimmt, dass er durch die von mir ermittelte typische nachträgliche Aufhellung auf einer Hälfte der Unterseite getäuscht worden sei. An diese zu seiner Auffassung nicht passende Aufhellung glaubt jedoch HERTWIG wieder nicht.

Da unserem Gegner HERTWIG, wie wir früher bereits und hier wieder aufs Neue erkannt haben, das Wesen des »analytischen« Versuchs noch unbekannt ist, er aber meine Versuche, nachdem das seinerseitige jahrelange Verschweigen derselben keinen genügenden Erfolg gehabt hat, außer wie bisher zumeist nur mit der Feder, nunmehr auch durch Nachmachen widerlegen will, so werden wir wohl auch bald lesen, dass er oder einer seiner Schüler die »künstlich lokalisierte Befruchtung«, die er jetzt schon (MICHAELIS, pag. 15) als »wohl nicht ausführbar« bezeichnet hat, »als unmöglich nachgewiesen« habe, dass er keinen Cytotropismus der Furchungszellen habe sehen können (was entschieden leichter ist, als ihn zu sehen), dass er die normale Coincidenz der Medianebene des Embryo mit der ersten Furchungsebene als »irrthümlich erwiesen« habe etc. etc.

Da nach HERTWIG gleiche Einwirkungen auf dieselbe Species von Lebewesen verschiedene Folgen geben (s. o. pag. 256), so könnte ich mich leicht damit über diese voraussichtlichen Ergebnisse HERTWIG's und seiner Schüler trösten. Ich ziehe es jedoch vor, auf solchen allzu wohlfeilen Trost zu verzichten, und stütze mich lieber im Gegentheil auf das von mir vertretene Princip, dass auch bei den Organismen gleiche Einwirkungen der Hauptsache nach gleiche Folgen geben (s. o. pag. 258), sowie andererseits auf die Erwartung, dass es doch noch in von mir erlebter Zeit mehreren Autoren gelingen wird, die den meinigen gleichen Versuchsbedingungen herzustellen und dann auch dasselbe zu erhalten. Ich warte gern noch weitere zehn Jahre.

Oder sollte es vielleicht dieser Schrift gelingen, HERTWIG selber mit dem Wesen des analytischen Versuchs so vertraut zu machen, dass er in Zukunft meine Versuche richtig, das heißt, ohne wie bisher immer das Wesentliche derselben zu übersehen, wird nachmachen können?

erfahren somit nicht, ob auf jede Dekade von $0-90^\circ$ einer seiner neun Fälle kam, so dass also vollkommene Unabhängigkeit der Lage der ersten Furche von der Eintrittsstelle des Samenkörpers daraus hervorginge; oder ob, wie ich vermuthete, die große Mehrzahl der Abweichungen in die Winkel der beiden ersten Dekaden, also zwischen $1-20^\circ$ fiel, woraus bereits eine bestimmende Wirkung der Sameneintrittsstelle auf die Richtung der ersten Furche sich ergeben würde. Diese Schätzung und Berichterstattung ist ganz unterblieben, obschon sie doch unerlässlich nöthig für die Beurtheilung derartiger Wirkungen ist, und obschon ich auf diese Nothwendigkeit ausdrücklich hingewiesen habe (1, Bd. II. pag. 961 Anm.). Unsere Autoren dagegen sind vollkommen damit zufrieden, ein »Nichtzusammenfallen« konstatirt zu haben, und folgern daraus ohne Weiteres, dass keine Beziehung zwischen der Lage der Eintrittsstelle des Samenkörpers und der Lage der ersten Furche bestehe.

Die dritte »Studie« HERTWIG's behandelt einige Definitionen von mir. Nach dem, was unser Autor schon bei der Schilderung und Beurtheilung der von mir ermittelten Thatsachen an Falschem in der Wiedergabe und Interpretation geleistet hat, werden wir uns nicht wundern, dass er bei der Behandlung von Theoretischem darin noch viel weiter geht.

Wir gehen daher hier nicht auf eine Besprechung der von ihm geschaffenen Irrthümer ein; sondern überlassen es denjenigen Lesern, die sich dafür interessiren, sich aus unseren bezüglichlichen Schriften selber zu informiren (in den gesammelten Abhandlungen liegen dieselben vereinigt vor; durch ein sehr specialisirtes Sachregister ist das Auffinden des jeweilig Gesuchten sehr leicht gemacht).

Die vierte und letzte »Studie« handelt über den von mir entdeckten Cytotropismus der Furchungszellen.

Diese »Studie« ist ein wahres Kabinettstück an Verschweigung des Wesentlichen bei Anwendung reichlicher wörtlicher Citate.

Der Name Cytotropismus (32) bezeichnet die von mir beobachtete Näherung zweier isolirter, in einem indifferenten, nicht rasch schädlich wirkenden Medium liegender und nicht über Größe der Zelldurchmesser von einander entfernter Furchungszellen gegen einander, und zwar die Näherung in »direkter Richtung«, das heißt in Richtung der Verbindung ihrer Massenmittelpunkte. Diese Beobachtung geschieht bei »vollkommener äußerer Ruhe« um die Zellen. Diese Ruhe wurde in den letzten, mit allen Cautelen angestellten

Versuchen dadurch erreicht, dass die Zellen auf einem wagerechten Deckglas lagen, welches in einer feuchten Kammer sich befand, die in einen dicken Objektträger eingeschliffen war und durch ein großes, übergelegtes, den Tropfen berührendes Deckglas vollkommen abgeschlossen wurde; natürlich zugleich unter sorgfältiger Vermeidung jeder äußeren Erschütterung.

Weil ich bei den früheren Versuchen auf dem Boden fixirte Zellen durch starke Erschütterung (vermittels Anblasens) freigemacht habe, glaubt HERTWIG, ich hätte die Zellen »zusammengeblasen« und dies Geschehen für aktive Selbstnäherung genommen. Schon diese Annahme ist für unseren Kritiker bezeichnend. Bis die so freigemachten Zellen wieder neu gezeichnet und ihre Abstände gemessen waren, war diese passive Bewegung schon zur Ruhe gekommen; und dann dauerte es noch 5—10 Minuten oder mehr, bis die Zellen sich zur Berührung näherten.

HERTWIG verschweigt den Lesern die Hauptmomente meiner Versuche: die Näherung in »direkter Richtung«, die »vollkommen« geschlossene Kammer sowie die »vollkommene äußere Ruhe« und berichtet bloß von meinen früheren, ohne Kammer angestellten, mir selber noch Zweifel lassenden Versuchen. Gleichwohl sagt er schließlich: »Wenn ich jetzt alle von ROUX beschriebenen Erscheinungen Revue passiren lasse, so kann ich nichts an ihnen entdecken, was uns berechtigte, den Furchungszellen ein neues besonderes Vermögen beizulegen« etc. Er meint, dass die von mir geschilderten Erscheinungen theils durch Erschütterung oder Strömung in der Flüssigkeit, theils durch zufällige Berührung in Folge amöboider Bewegungen, nicht aber, wie ich vertrete, durch Näherungswirkungen, die von den beteiligten Zellen auf einander ausgeübt werden, bedingt seien.

Bei der Ableitung von amöboider Bewegung theilt er zwar mit, dass ich solche Fälle selber geschildert habe, erwägt aber nicht, dass dabei doch nur ausnahmsweise Näherung in direkter Richtung stattfinden könnte, wie er ja überhaupt dieses wesentlichste Charakteristikum der Sache nicht erwähnt hat. Daher erfahren die Leser auch nicht, dass die cytotropisch sich nähernden Zellen, wie ich angebe, trotz der manchmal vorhandenen geringen Zuspitzung der Zellen gegen einander, oft fast rund erscheinen (32, pag. 59 und 186), indem ihre wagerechten Durchmesser etwa wie 10 zu 11 sich verhalten; so dass also von amöboiden Bewegungen, die zufällig zur Berührung führen, nicht die Rede sein kann.

Weiterhin verschweigt der Autor auch die wichtigen Kontrollversuche, die darin bestanden, dass ganz die gleichen Versuche wie sonst auch mit den Zellen von Eiern angestellt wurden, welche vorher kurze Zeit auf 48° C. erwärmt waren, so dass sie selbst vielleicht 44 bis 46° C. warm geworden waren. Sie lieferten das Ergebnis, dass bei diesen Zellen nie die geringste Näherung zu beobachten war, was doch leicht hätte geschehen müssen, wenn äußeren Einwirkungen der Zellen auf einander, wie Erschütterungen und Strömungen, ein Antheil an den Resultaten zugekommen wäre.

Trotz des Verschweigens gerade aller derjenigen Momente, welche mich veranlassten, eine direkte Wirkung von Zelle zu Zelle als Ursache dieser Näherungen anzunehmen, wagt es HERTWIG seinen Lesern schließlich mit den bereits citirten Worten zu kommen: »Wenn ich jetzt alle von ROUX beschriebenen Erscheinungen Revue passiren lasse, so kann ich an ihnen nichts finden, was uns berechtigte, den Furchungszellen ein neues Vermögen beizulegen« etc.¹⁾.

Wir meinen: Er konnte in der ihm gewohnten Weise sagen, er glaube diese Angaben nicht, wie er ja auch an meine Hemiembryonen nicht »glaubt«. Dann waren die Leser orientirt und vermochten sich ihr Theil dabei zu denken; aber er durfte diese Argumente nicht ganz unerwähnt lassen.

Ich erinnerte in meiner Abhandlung zugleich an die Möglichkeit, dass diese Näherungswirkung chemotropisch vermittelt sein könne, ohne mich irgend wie im Speciellen für diese Art der Ableitung fest zu engagiren, da vorläufig keine Thatsachen vorliegen, die eine besondere Deutung auf die diese Näherungsbewegungen vermittelnde Wirkungsweise zulassen. Dem Cytotropismus kommt aber, wie ZUR STRASSEN (33) und ich bereits gezeigt haben, ein erheblicher Antheil an der normalen Gestaltung zu. Der Cytotropismus ist also eine typisch gestaltende Wirkungsweise der embryonalen Entwicklung.

HERTWIG wundert sich auch über die von mir geäußerte Vermuthung, dass zwischen anderen Zellen liegende Zellen cytotropische

¹⁾ H. DRIESCH erwähnt im vorigen Hefte dieses Archivs (Bd. V. pag 133), dass er HERTWIG's vorstehend mitgetheilten und von uns beleuchteten Urtheilen über die genannten Specialuntersuchungen am Froschei »im Großen und Ganzen« zustimmt. Er wird wohl nicht verfehlen, die Gründe dieser Zustimmung kund zu geben. Man kann dieselben nicht ohne Weiteres vermuthen, da er selber keine Versuche über das Froschei publicirt hat.

Wirkungen unter letzteren, also wenn diese um mehr als einen Durchmesser von einander entfernt sind, vermitteln können; er verschweigt dabei, dass ich, wenn auch erst in einem Falle, bei solcher Sachlage direkte Näherung von zwei Zellen gesehen habe, welche um den dreifachen Durchmesser der kleineren Zelle von einander entfernt waren (5, pag. 422 und 456).

Der Cytotropismus kann, wie ich schon anderweit ausgeführt habe (4, pag. 196; 5, pag. 457 und 32, pag. 480) nicht ausschließlich auf Kapillarität (Oberflächenspannung) beruhen, obschon dies DRIESCH wiederholt vertreten hat, und obschon ich selber der Kapillarität »vermuthungsweise« einen wesentlichen Antheil bei der Ausführung der Näherung zugesprochen habe, indem ich erörterte, dass die Wirkung, welche von der einen Zelle auf die andere ausgeht, lokal die Oberflächenspannung der Zelle herabsetze. Es fehlt bei »ausschließlicher« Ableitung von der Oberflächenspannung aber noch die von der einen Zelle auf die Nachbarzelle und umgekehrt ausgehende Wirkung, welche diese Änderung der Oberflächenspannung veranlasst. Diese Wirkung ist an sich wohl noch nichts so ganz Besonderes, denn O. BÜTSCHLI sagt bezüglich der von ihm künstlich producirtten Schaumtropfen (12, pag. 35): »Eigenthümlich ist es, wenn zwei Tropfen gegen einander laufen. Benachbarte Tropfen scheinen hierzu geneigt zu sein; sie stoßen mit den Ausbreitungscentren auf einander, worauf die Strömung in beiden Tropfen viel stärker wird.«

Leider war mir diese interessante Beobachtung BÜTSCHLI's zur Zeit der Abfassung meiner Abhandlung nicht bekannt. Da jeder Tropfen nach BÜTSCHLI nach der Seite seines Ausbreitungscentrums wandert, so müssten sich also die Tropfen in Bezug auf die Lage dieser Centren, wohl in Folge ihres großen Salzgehaltes, der nach außen diffundirt, gegenseitig beeinflussen; die Tropfen würden dabei, entsprechend der von mir erwähnten Möglichkeit (32, pag. 185) nach der Richtung geringster Abnahme der Koncentration wandern. Daneben wäre noch die andere Möglichkeit zu erwägen, dass die Näherung durch von den Tropfen aus im Medium erzeugte Strömungen entstanden wäre, also vielleicht auf ähnliche Weise, wie die direkte Zusammenführung in meinem Versuche der Selbstkopulation 4—6 cm weit von einander (aber auf der Oberfläche des Mediums schwimmender) Chloroformtropfen (s. o. pag. 47). Es sei daher daran erinnert, dass bei den cytotropisch wirkenden Furchungszellen trotz besonderer, darauf gerichteter Aufmerksamkeit keine Strömung, weder in der Oberfläche der Zelle noch im Medium zu sehen war; freilich dauerte

ja auch die Zurücklegung selbst der geringen Entfernung von einem Zellradius meist lange Zeit: $\frac{1}{4}$ —1 Stunde.

Also principiell, das heißt, in Bezug auf die Art des Geschehens, auf die vermittelnde Wirkungsweise ist »vielleicht« solche direkte Selbstnäherung von Zellen gegen einander nicht so schwer vorstellbar; dies wird sie aber sofort, wenn dadurch bestimmte typische Gestaltungen hervorgebracht werden sollen.

So haben wir denn nach den allgemeinen Einwendungen HERTWIG's gegen die Entwicklungsmechanik auch die speciellen, gegen einige meiner Arbeiten gerichteten kennen gelernt und gesehen, dass auch in dem letzten Falle der größte Theil seiner Polemik und deren Wirkung auf den Leser, neben sehr gewandter Darstellung, in sachlicher Beziehung wesentlich darauf beruht, dass HERTWIG das Wesentlichste der Thatsachen, Argumente und Auffassungen des von ihm bekämpften Gegners ganz verschweigt oder in der Hauptsache ganz unrichtig darstellt.

Wenn auch bei Besprechung ausgedehnter Materien und bei großen Meinungsverschiedenheiten Missverständnisse, ja selbst gelegentlich einmal das Übersehen eines hauptsächlichen Momentes der Ansichten des Gegners vorkommen kann, so ist dies hier bei HERTWIG doch in einem ganz ungewöhnlichen Maße der Fall.

Jedenfalls werden meine Leser erkannt haben, dass sie in Zukunft Mittheilungen und Kritiken O. HERTWIG's über Entwicklungsmechanik im Allgemeinen, wie über meine Arbeiten im Besonderen nur mit größtem Misstrauen aufnehmen und nichts in ihnen ohne eigene sorgfältige Kontrolle, auch schon seiner angeblich thatsächlichen Mittheilungen, glauben dürfen. Die ganze Wirkung eines wissenschaftlichen Autors auf seinen Leser beruht auf der selbstverständlichen Voraussetzung, auf dem Vertrauen, dass der Referent oder Kritiker wenigstens die Thatsachen und Anschauungen des Gegners in der Hauptsache richtig, und im Wesentlichsten vollständig mittheile, nicht aber dem Leser das Wesentlichste und zu seiner Information Nöthigste vorenthalte. Dieses Vertrauen ist von HERTWIG in dieser Schrift vollkommen getäuscht worden¹⁾;

¹⁾ Bei diesem Verhalten unseres Gegners war es immerhin gut, dass ich von befreundeter Seite zeitig auf die Existenz dieser gegen die Entwicklungsmechanik und gegen mich gerichteten Schrift aufmerksam gemacht worden bin, um ihr zeitig genug entgegenzutreten zu können, ehe sich seine unwahren

und er hat sich dabei als ein Meister der »unrichtigen Darstellung bei Anwendung reichlicher wörtlicher Citate« erwiesen (s. o. pagg. 41, 232 Anm., 322, 326, 335).

Wenn es ihm möglich sein sollte, sich doch noch mit Verständnis in unsere Materie einzuarbeiten, so könnte er als ein ausgezeichneter Stilist für die Ausbreitung der Entwicklungsmechanik sehr förderlich wirken.

Doch ist nicht zu übersehen, dass über ein neues und überaus schwieriges Gebiet, auf welchem über die Bedeutung der meisten Thatsachen noch sehr verschiedene Auffassungen mit anscheinend gleichwerthigen Argumenten vertreten werden, auch ein Meister der Darstellung nur dann leichtfasslich und elegant schreiben kann, wenn er sich nicht durch ein Bestreben, exakt zu sein, d. h. jedes Verhältnis bloß dem Grade unserer derzeitigen Gewissheit, richtiger unserer Ungewissheit, entsprechend darzustellen, beengen lässt, sich also nicht durch die Bande der Exaktheit gefesselt fühlt. Wie denn O. HERTWIG bekanntlich sogar auf dem durch die Arbeit eines ganzen Jahrhunderts an sicheren Thatsachen und Deutungen so reichen Gebiete der deskriptiven Entwicklungsgeschichte, und selbst in seinem für Studenten geschriebenen Lehrbuche, von dieser Fessellosigkeit einen ausgedehnten Gebrauch macht

V. Zusammenfassung.

Die allgemeine Aufgabe der Entwicklungsmechanik ist die Erforschung der Ursachen, auf denen die Entstehung, Erhaltung und Rückbildung der organischen Gestaltungen beruht. Die Entwicklungsmechanik hat daher die ursächlichen Wirkungsweisen (resp. die ihnen zu supponirenden Kräfte) zu ermitteln, durch welche diese gestaltenden Wirkungen hervorgebracht werden; dazu gehört auch die Erforschung der nöthigen Bedingungen dieser Wirkungsweisen, also der gestaltenden Beziehungen der Theile des Körpers unter einander und mit der Außenwelt. Für jede einzelne Gestaltung wären alle diese Momente zu erforschen.

Die rein deskriptive, noch mehr die vergleichende Erforschung

Darstellungen im Gedächtnis der Zeitgenossen festsetzen konnten. Andererseits wird die von unseren Lesern gemachte Erfahrung gestatten, dass wir uns zukünftig bei ähnlicher Art der Polemik dieses Autors mit kurzen Hinweisen auf die »Wiederholung« der hier von ihm angewandten Taktik begnügen dürfen.

des normalen Gestaltungsgeschehens gestatten bereits Schlüsse auf solche ursächlichen Beziehungen und Wirkungsweisen, doch nur Schlüsse allgemeinerer, in Bezug auf die Lokalisation und Art der Wirkungen sehr unbestimmter Art (s. pag. 7—12, 38).

Die neue, die besondere Aufgabe der Entwicklungsmechanik beginnt daher da, wo die Leistungsfähigkeit dieser anderen Forschungsweisen aufhört. Doch müssen zur möglichsten Lösung der Aufgaben der Entwicklungsmechanik die causalen Leistungen aller biologischen Forschungsrichtungen zu gegenseitiger Unterstützung, Anregung und Berichtigung zusammengefasst werden.

Zur Lösung dieser besonderen Aufgaben hat die Entwicklungsmechanik der thierischen Organismen eine besondere, von den historischen Forschungsmitteln der anderen morphologischen Disciplinen der Zoobiologie abweichende Methode, die in einer besonderen Art des biologischen, des morphologischen, noch enger in einer besonderen Art des causal-morphologischen Experiments besteht. Diese Methode ist das »analytische« causal-morphologische Experiment (im Unterschied zu dem »unbestimmten« causal-morphologischen Experiment einerseits und zu dem formal-analytischen Experiment andererseits, welche beide auch früher schon mannigfach von Morphologen angewandt wurden und auch jetzt noch angewandt werden, s. o. pag. 270 u. f.). Das causal-analytische Experiment ist das große Hilfsmittel, dem auch auf den anderen Gebieten ursächlicher Forschung: der Physik, Chemie, Physiologie etc. alle exakte Einsicht in ursächliche Verhältnisse zu verdanken ist. Die anderen Arten von Experimenten gestatten nur unbestimmtere ursächliche Ableitungen, welche aber die Entwicklungsmechanik, wie jedes causale Ergebnis, gleichfalls mit verwerthet.

Obgleich das Experiment am lebenden Organismus abnorme Verhältnisse schafft, so ist es doch möglich, aus den gestaltenden Reaktionen, mit denen der Organismus auf diese Eingriffe antwortet, Schlüsse auf die »normalen« gestaltenden Wirkungsweisen, also auf die normalen qualitativen Verhältnisse des gestaltenden Geschehens zu ziehen. Diese Möglichkeit beruht auf der Konstanz der progressiv gestaltenden Reaktionsweisen der Organismen (pag. 259) Um dagegen aus dem Experiment am Lebenden auf quantitative Verhältnisse von Leistungen des normalen Gestaltungsgeschehens zu schließen, ist die Kombination verschiedenartiger Experimente über ein und denselben Vorgang nöthig, da die quantitativen Verhältnisse des Geschehens sehr leicht alterirt werden.

Der Name Entwicklungsmechanik für diesen neuen ursächlichen Zweig der Zoobiologie schließt sich, wie wir sahen (pag. 309), gut an den bisherigen Wortinhalt der dabei verwendeten Worte an. Viele anderen wissenschaftlichen Termini werden anstandslos in einem Sinne gebraucht, der viel weniger mit dem etymologischen Wortinhalt übereinstimmt.

Bezüglich der Auffassungen unseres Gegners O. HERTWIG ergab sich, dass er immer das Wesentliche, Besondere unserer Ausführungen sowohl über das Programm wie über die besondere Methode der Entwicklungsmechanik nicht verstanden und gar nicht in sein Bewusstsein aufgenommen, es nicht apperzipirt hat. Daher kam er zu dem Schluss, dass die Entwicklungsmechanik keine besonderen Aufgaben und keine besondere Methode habe. Dies erklärt sich weiterhin dadurch, dass der Autor glaubt, mit dem Gebiete des Sichtbaren und des aus ihm zu Erschließenden höre auch das Gebiet der Forschung auf (pag. 36 u. 45); und indem er sagt: »In dem Entwicklungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher ihre Geheimnisse offen vor, bietet ihm die Quelle unermesslicher Erkenntnis, die nicht erst durch das Experiment erschlossen zu werden braucht« (pag. 37). Wenn dies beides richtig wäre, dann wäre auch die Behauptung HERTWIG's, »dass die Entwicklungsmechanik kein besonderes Programm habe«, zutreffend; und natürlich brauchte sie dann auch keine besondere Methode.

Diese Prämisse ist aber nicht richtig. Daher fängt das Specificische der entwicklungsmechanischen Forschung gerade an der Grenze an, an welcher für ihn mit dem Glauben, dass alles Erstrebenswerthe und Erreichbare auch erreicht sei, die Forschung aufhört. Er interpretirt G. KIRCHHOFF irrthümlich in dem Sinne, dass alles Forschen bloß das sichtbare Geschehen, die Erscheinungen »als solche« zu ermitteln und möglichst vollständig und einfach zu beschreiben habe. Wir vertreten dagegen die Auffassung, dass auch das unsichtbare Geschehen mit Hilfe des Experiments möglichst in seinen Ursachen und Wirkungsweisen zu erforschen sei, und dass alsdann auf Grund der dadurch gewonnenen, und nur auf diese Weise gewinnbaren, möglichst vollständigen Einsicht das bezügliche Geschehen möglichst vollständig und möglichst »einfach«, das heißt das Wesen des betreffenden Geschehens bezeichnend, zu beschreiben sei (pag. 48).

Da die Entwicklungsmechanik als exakte Forschung das organische Gestaltungsgeschehen möglichst weit nur auf die jeweilig bekannten physikalisch-chemischen Wirkungsweisen resp. Kräfte zurück-

zuföhren sich bestrebt, so hat sie es nicht mit dem unerforschbaren »Wirken an sich«, nicht mit der metaphysischen Seite des Wirkens zu thun.

Die Auffassung HERTWIG's, dass die Physik und Chemie keine gestaltenden Kräfte kennen (pag. 53), und dass weder einzelne Kräfte noch Kombinationen von Kräften Gestaltungen hervorzubringen vermögen (s. pag. 58), da Kräfte sich immer auf das Allgemeine beziehen, Gestalten aber das Besondere sind (s. pag. 53), wird von uns nicht getheilt.

Diese Auffassung macht es aber begreiflich, dass HERTWIG unsere Ableitungen und Bestrebungen nicht verstehen konnte.

Wir haben ersehen, dass alle der Materie zugeschriebenen Kräfte gestaltend wirken, also gestaltende sind, und dass auf typischen, quantitativ und qualitativ verschiedenen Kombinationen dieser Kräfte resp. ihrer Substrate in erster Linie die verschiedene typische Gestaltung der Organismen beruht; dass in zweiter Linie auch die »zugeführten« Energien der Bewegung gestaltenden Antheil nehmen können: einen direkten, indem sie die durch die Kräfte der organisirten Materie aus letzterer aufgebauten Gestaltungen ändern können, und einen indirekten, indem sie die »organische Gestaltungsmaschine« in Betrieb setzen und erhalten (pag. 65).

Es brauchen aber nicht alle Kombinationen von Kräften und Energien bleibende Gestaltungen zu liefern, wie es die von uns Morphologen untersuchten Gestaltungen sind. Sondern die gestaltenden Wirkungen der Kräfte können rasch vorübergehende und fortwährend sich wiederholende sein, wie bei einer arbeitenden Maschine; das ist bei den Kombinationen von Kräften und Energien der Fall, auf denen die bloßen Erhaltungsfunktionen der Organismen beruhen, welche den Forschungsgegenstand der Physiologen bilden.

Dieses Unterschieds wegen haben wir diejenigen Kombinationen von Kräften resp. Energien, welche bleibende Gestaltungen produciren, als gestaltende *κατ' ἐξοχήν* bezeichnet (pag. 50).

Bezüglich der Beurtheilung der speciellen Einwendungen O. HERTWIG's und der wenig vertrauenswürdigen Art seiner Berichterstattung und Polemik sei auf die Spezialzusammenfassungen und auf die ihnen vorausgegangenen Darlegungen verwiesen (s. pag. 41, 232, 322, 326, 335).

Dagegen schien uns HERTWIG's klare Darlegung seiner eigenen Auffassungen und Tendenzen geeignet, unsere Auffassungen und Bestrebungen deutlich dagegen abzugrenzen. Wir nehmen aber nicht

an, dass HERTWIG wirklich der Vertreter des mittleren Niveaus der Auffassungen der derzeitigen deskriptiven und vergleichend-anatomischen Forscher ist; auch sind Vertreter dieser Richtungen bekannt, denen eine weit tiefere Einsicht eigen ist.

Schließlich erscheint es mir für die morphologische Wissenschaft der Organismen ersprießlicher, wenn die Gegner unserer Richtung sich zunächst erst einmal gründlich mit dem Studium unserer Schriften, als sogleich mit der Opposition gegen diese ihnen nicht vertraute Materie befassen würden; und wenn sie nach dieser Information, statt durch Polemik und phantastische Hypothesen, uns durch exakte empirische Arbeit ihrer Art zu bekämpfen und vor dem Forum der Wissenschaft in den Schatten zu stellen versuchen würden.

Wem nicht unser Fortschreiten an sich genügt, sondern wen es drängt, zu ermitteln, welche Forschungsrichtung am meisten zur Vermehrung unserer Erkenntnis beigetragen hat, der kann alle zehn Jahre eine Übersicht der Hauptergebnisse der Forschungen der verschiedenen Richtungen anfertigen. Bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Zahl der Arbeiten und der Zahl der Arbeiter jeder Richtung, wird er dann auch erkennen, welche Richtung *ceteris paribus* die morphologische Erkenntnis der Lebewesen am meisten zu bereichern geeignet ist.

Ein auf diese Weise und in Hinsicht auf das letztgenannte Ziel geführter Wettkampf wird jedenfalls förderlicher sein, als die heftigste und ausgedehnteste Polemik.

Halle a. S., April 1897.

Zusätze.

Von den der Schrift HERTWIG's angefügten »Zusätzen« wollen wir hier noch einiges Thatsächliche richtig stellen.

1) HERTWIG rügt (auf pag. 201) scharf, dass ich in meinen gesammelten Abhandlungen auf pag. 204 gelegentlich der Zusammenfassung früherer Resultate die damals (1883, 1884) erhaltenen halben Embryonen, für die ich erst später (in Beitrag VII) den Namen *Hemiembryones laterales* und *anteriores* einführte, gleichwohl einfach mit letzterem Namen nenne, ohne auf dieser Seite diese Benennung durch Einschluss in eckige Klammern als »nachträgliche« kenntlich zu machen.

Er erwähnt jedoch nicht, dass an dieser Stelle auf die zwei früheren Stellen (pag. 174 und pag. 161) verwiesen wird, wo das eine Mal der eine Name fett gedruckt in eckigen Klammern, das andere Mal als Anmerkung in eckigen Klammern beigelegt ist, z. B.: [Diese Art von Missbildung wurde später als *Hemiembryo lateralis* von mir bezeichnet (s. Nr. 22. pag. 129)].

Er hätte auch wohl mit hinzufügen sollen, dass ich in dieser ersten Schrift statt des späteren Ausdruckes *Hemiembryo lateralis* den Namen *Hemicormus lateralis* (1, Bd. II. pag. 174) anwandte. Wenn beides von ihm mitgetheilt worden wäre, so wäre dann wohl sein Vorwurf hinfällig oder kleinlich erschienen und seinen daran geknüpften, ihn charakterisirenden Insinuationen der Boden entzogen worden.

Letztere veranlassen mich noch Folgendes zur Redaktion meiner gesammelten Abhandlungen zu bemerken, was ich nicht versäumt haben würde, noch in der Vorrede zu erwähnen, wenn ich bei ihrer Abfassung an solche Gesinnung eines Lesers gedacht hätte.

Ich habe, inkonsequenter Weise, diejenigen nachträglichen Anmerkungen, welche ihrem Inhalte nach, das heißt, da in ihnen das Wort »später« vorkommt oder da auf eine Arbeit mit angegebener späterer Jahreszahl Bezug genommen wird, sich selber als nachträgliche Zusätze charakterisiren, die eckigen Klammern weggelassen. Es wäre wohl besser gewesen, das Princip der mechanischen Charakterisirung aller nachträglichen Zusätze durch eckige Klammern streng durchzuführen.

Auch habe ich einige Mal einen guten Ausdruck oder eine recht bezeichnende Redewendung, die in einer Arbeit erst an späterer Stelle sich fand, in derselben Abhandlung auch an früherer Stelle bereits in Gebrauch genommen und dasselbe dann gelegentlich auch in späteren Abhandlungen gethan; und außerdem wurden, wie bereits in der Einleitung (pag. XI) mitgetheilt ist, auch sonst manche bloß stilistische Verbesserungen vorgenommen.

Denjenigen Lesern, denen es auf möglichst leichte Kenntnisnahme vom Inhalte meiner Abhandlungen ankommt, werden diese, das Verständnis erleichternden stilistischen Verbesserungen willkommen sein. Wem aber mehr daran gelegen ist, am Einzelnen zu mäkeln, dem wird allerdings eine weniger gute und daher hier und da auch leichter zu missdeutende Stilisirung genehmer sein. Trotzdem bin ich auch diesem, wohl nur von wenigen, missgünstigen Zeitgenossen vertretenen Zweck in so fern entgegengekommen, indem allenthalben die Originalpaginirung eingeführt wurde, so dass jede gerade wichtige Stelle leicht verglichen werden kann, was ohne dieses Hilfsmittel wohl sehr mühsam wäre und daher vielleicht unterbleiben würde.

Ich habe auch bereits bei dem eigenen Gebrauch meiner gesammelten Abhandlungen außer manchen, z. B. auch mir nachtheiligen Druckfehlern (— es sei hier gleich berichtet, dass auf pag. 942 Anm. des II. Bandes statt H. G. ZIEGLER, F. KEIBEL als der Autor zu nennen ist, auf dessen Anregung Dr. ENDRES meine Anstichversuche am Froschei mit Erfolg nachmachte —), bereits zwei Stellen aufgefunden, an denen zu meinem Erstaunen die eckigen Klammern um eine Einschaltung im Texte fehlten; zum Glück sind es Stellen nebensächlichen Inhaltes; es lässt sich nicht mehr feststellen, ob ich dies, eben in Folge seiner Nebensächlichkeit, übersehen habe, oder ob der Abschreiber oder der Setzer die Schuld trägt. Doch wird wohl kaum ein Autor den Druck von 1900 Seiten besorgen, ohne manchen Druckfehler und sonstigen Irrthum zu übersehen.

2) Auf den pagg. 199 u. f. bringt HERTWIG wieder allerhand kleine, aber in ihrer Gesamtheit doch bedeutsame chronistische Irrthümer über das Zeitliche mehrerer meiner Versuche. Es sei daher hier noch Einiges darüber in Erinnerung gebracht.

Mein Beitrag I zur Entwickelungsmechanik, der in der Zeitschrift für Biologie. Bd. XXI. 1885 erschien, und in welchem zuerst über Anstichversuche

am Ei ausführlich berichtet wurde, bezieht sich, wie ich daselbst angegeben habe, nicht auf Versuche aus dem Jahre 1885, sondern aus den Jahren 1882—1884. Die Hauptergebnisse wurden in der »Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur« zu Breslau am 15. Februar 1884, also vor dem Beginn der Laichperiode des Jahres 1884, mitgetheilt, woraus wohl hervorgeht, dass sie spätestens aus dem vorhergehenden Jahre 1883 stammen müssen, da die Laichperiode der Frösche in Deutschland vom März bis Mai dauert. Die ausführliche Abhandlung wurde, wie auch aus der Unterschrift der Arbeit hervorgeht, bereits am Schlusse des Jahres 1884 Herrn Geh. Rath KÜHNE zur Veröffentlichung übersandt; das Latenzstadium war in jener Zeitschrift damals ein etwas langes, so dass die Arbeit erst am Anfang Juli oder Ende Juni erschien.

Beitrag III zur Entwicklungsmechanik, abgedruckt in der Breslauer ärztlichen Zeitschrift vom 28. März 1885, enthält gleichfalls Versuche des vorhergehenden Jahres 1884; und nur ein bei der Laichung des Frühjahres 1885 im März eben frisch gewonnenes Resultat (über künstliche lokalisirte Befruchtung) konnte noch in Form einer Anmerkung als vorläufige Mittheilung bei der Korrektur zur Ergänzung von früher Gesagtem eingefügt werden, wie I, Bd. II. pag. 301 mitgetheilt worden ist. Die anderen, ausführlich mitgetheilten Versuche, darunter die mit Deformation von Eiern durch Aspiration in Glasröhren, stammen aus dem Jahre 1884, nicht von 1885, wie HERTWIG annimmt.

Zugleich findet sich in dieser Abhandlung (I, Bd. II. pag. 325) die Bemerkung, »dass in diesem Jahre (1884, siehe daselbst sieben Zeilen weiter oben) alle meine Eier behufs Verwendung der Mehrzahl derselben zu anderen Versuchen, sich wenigstens einige Stunden lang, von der Besamung an in Zwangslage befanden«. Diese anderen Versuche waren, wie die nachträgliche Anmerkung auf derselben Seite der gesammelten Abhandlungen besagt, die Anstichversuche; hier wurde schon 1884 die Methode der genauen Lokalisation des Anstiches angewandt, von der HERTWIG (pag. 124) sagt, dass ich sie (1894) »bloß beschrieben« hätte.

Ich habe übrigens nach meiner ersten Publikation nicht erst wieder im Jahre 1887, sondern auch schon in den Jahren 1885 und 1886 neben anderen Versuchen auch Froscheier operirt; leider verschimmelten sie aber zumeist am zweiten oder dritten Tage, so dass ich damals mit meinen Schalen alle in den Osterferien disponiblen Räume der alten Anatomie zu Breslau durchwanderte, um eine günstigere Lokalität zu finden (s. I, Bd. II. pag. 356).

Da ich die nachstehend erwähnte Taktik eines Gegners nicht ahnte, so habe ich leider verabsäumt, die Thatsache der früheren Gewinnung einiger weiterer Halbbildungen (bei Anwendung der kalten Nadel) mitzuthellen, weil letztere gegenüber der großen Zahl von über 100 Stück der durch Anstich mit der heißen Nadel gewonnenen Hemiembryonen des Frühjahres 1887 ganz unerheblich waren. In diesem Frühjahre hatte ich in Folge starken Heizens des verwendeten kleinen Zimmers zur Beschleunigung der Froschentwicklung nicht so unter Schimmel zu leiden.

Auf meine anerkennende Bemerkung darüber, dass HERTWIG auf Grund meiner Berichtigung über die von ihm irrthümlicher Weise CHABRY zugeschriebene Priorität der Anstichversuche an Eiern seinen Irrthum sogleich zurückgenommen habe (37, pag. 458), stellt jetzt HERTWIG diese Zurücknahme in Abrede und sagt (pag. 202):

»Ich muss daher Roux ersuchen, durch Angabe der Stelle,

welche er bei seiner Bemerkung im Auge hat, meinem Gedächtnis nachzuhelfen.«

Dem wollen wir gern entsprechen.

In seiner nächsten, nach meiner Berichtigung erschienenen Abhandlung: *Über den Einfluss äußerer Bedingungen auf die Entwicklung des Froscheies* (Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1894. XVII. Gesamtsitzung vom 5. April. Sep.-Abdruck) findet sich auf pag. 2 der Passus: »So kommen oft verschieden geformte Theilbildungen zu Stande, ähnlich denen, welche man erhält, wenn der Experimentator in der von ROUX zuerst geübten Weise das Ei während des Furchungsprocesses mit einer erwärmten Nadel ansticht und eine von den beiden oder von den vier ersten Furchungszellen ganz oder theilweise abtödtet.«

Seitdem ist es HERTWIG gelungen, nachträglich noch eine Auffassung zu finden, auf Grund deren er diese Priorität mir doch noch entwinden und CHABRY zuwenden zu können glaubt. HERTWIG verschmäht, wie bei anderer Gelegenheit, so auch hier aber selbst die kleinsten Mittel nicht, um seinen Zweck zu erreichen. So citirt er in Bezug auf meine zweite Abhandlung wiederholt statt ROUX's Abhandlung von 1888 oder ROUX's Versuche von 1887: ROUX's Versuche von 1888, obschon er weiß, dass die durch diese Versuche erhaltenen Embryonen im September 1887 auf der Naturforscherversammlung zu Wiesbaden demonstrirt worden sind, also aus dem »Frühjahr« 1887 stammen müssen, und dass die Abhandlung im December 1887 abgeschlossen wurde. Durch diese kleine Abweichung von der Wahrheit gewinnt jedoch CHABRY's Arbeit eine augenfällige Versuchspriorität von einem Jahre vor dem Inhalt meiner zweiten Abhandlung.

Doch handelt es sich bei der Beurtheilung einer Priorität wohl nicht um die zweite, sondern um die erste Abhandlung über denselben Gegenstand.

CHABRY selber gedenkt in seiner Arbeit vom Jahre 1887 meiner zwei Jahre vorher publicirten und schon ziemlich umfänglichen Untersuchung mit keinem Worte, sondern sagt, wie ich vorher in meiner Arbeit auch: er habe mit diesen Anstichversuchen der Forschung ein neues Gebiet erschlossen.

CHABRY's Material, Ascidien, deren Entwicklung CHABRY nach seinen Angaben unter POUCHET im Sommer 1885 studirte, hat den Vortheil, dass jede in beliebiger Weise angestochene Furchungszelle von selber in toto abstirbt; während man beim Froschei die größte Mühe hat, eine ganze Zelle der ersten beiden Furchungszellen todt zu bekommen, ohne die Nachbarzelle mit zu verletzen.

Wie wesentlich dieser günstige Zufall ist, hat Niemand deutlicher erfahren, als HERTWIG; denn wenn sich auch beim Froschei das Wesentliche, das Analytische des Versuchs nach dem einfachen Anstechen wie bei den Ascidien so von selber machte, wäre es ihm wohl nicht misslungen, meinen analytischen Versuch nachzumachen (s. o. pag. 283).

CHABRY hat in Folge dieser Gunst des Materials vielleicht (?) eher als ich eine ganze der beiden »ersten« Furchungszellen getödtet, aber gerade nach DRIESCH's und HERTWIG's Deutung dabei überhaupt keine Hemiembryonen erhalten; während ich einige Jahre vorher schon (1883 und 1884) ein halbes Ei durch Anstechen getödtet und dadurch Hemiembryonen erhalten hatte, und zwar zweimal nach Anstich kurze Zeit vor der »ersten« Furchung (I. Bd. II. pag. 161), in anderen Fällen nach der vierten und fünften Furchung (I. Bd. II. pag. 174).

Auf Grund dieses Unterschiedes will jetzt HERTWIG CHABRY die Priorität dieser »Forschungsmethode« zuschreiben; er verwendet dabei selbst den Umstand, dass CHABRY jetzt todt ist, sich also nicht mehr selber aussprechen kann. Doch wird dieser Umstand, von O. HERTWIG abgesehen, wohl für Niemanden etwas an dem klaren Thatbestand ändern, dass ich vor CHABRY diese »Methode« anwandte, dass meine erste Arbeit 1885, die CHABRY's 1887 erschienen ist, und dass in der meinigen bereits über künstliche, durch Anstich erhaltene, seitliche und vordere halbe Embryonen berichtet wird, während CHABRY in seiner Arbeit selber mittheilt, dass er seine Untersuchungen überhaupt erst im Jahre 1885 begonnen habe. Das Urtheil darüber, wer danach diese Forschungsmethode früher angewendet und mit ihr gewonnene Ergebnisse publicirt hat, sowie überhaupt über diese Bestrebungen O. HERTWIG's, bleibe den Lesern überlassen.

3) Auf pag. 109 berichtet HERTWIG, ich hätte (1, Bd. II. pag. 972) meine Beobachtungen, dass Eier sich in einer der Regel HERTWIG's, von der »Einstellung der Kernspindel in die Richtung der größten Protoplasmamasse«, widersprechenden Weise gefurcht haben, als auf Irrthum beruhend berichtet. Das ist durchaus unrichtig. Ich habe bloß mitgetheilt, dass dies Vorkommnis nicht so häufig ist, als ich früher glaubte; hierbei lag eine besondere, von mir quantitativ unterschätzte optische Täuschung vor. Die Thatsache dieser Abweichungen selber habe ich (pag. 973) für eine geringere Zahl von sicheren Fällen ausdrücklich aufrecht erhalten und anderen Orts (1, Bd. II. pag. 866) noch neue Beispiele dazu aufgeführt.

Übrigens sei zugleich nochmals (s. 1, Bd. II. pag. 974 und 975) betont, dass HERTWIG's Formulirung: Einstellung der Kernspindel in »die« Richtung der »größten Protoplasmamasse«, nichtssagend, also unrichtig ist; es muss heißen: Einstellung in die »größte Richtung der dicht zusammengeschlossenen Protoplasmamasse«; denn auch die dabei gemeinte, von Nahrungsdotter fast freie Hauptmasse des Protoplasmas hat natürlich unendlich viele Richtungen; trotzdem wird diese widersinnige Fassung von Vielen zustimmend reproducirt. Die Regel müsste also lauten: die Kernspindel stellt sich in die größte Richtung der in sich dicht zusammengeschlossenen Protoplasmamasse (HERTWIG) oder aber anderen Falls auch, wie ich bei bilateral symmetrischer Gestaltung gefunden habe, rechtwinkelig dazu (ROUX); auch kann schiefe Stellung dazu eintreten, wobei dann nachträgliche Umordnung der peripheren Protoplasmatheile stattfinden kann (ROUX) (1, Bd. II. pag. 327, 340, 402 und 928). Da aber nicht immer diese ganze Protoplasmamasse bei solcher Einstellung aktivirt ist (z. B. bei der Bildung der Richtungskörper), so habe ich später eine mehr dynamische Fassung für die Einstellungsursache der Kernspindel gegeben (1, Bd. II. pag. 975).

4) Nachträgliche Zufügung. Anlässlich der oben auf pag. 2 des zuerst ausgegebenen ersten Theiles angekündigten (nunmehr auf pag. 250 erfolgten) Besprechung der Einwendung Prof. O. BÜTSCHLI's gegen den Nutzen des »Experiments am Lebenden« für die Entwicklungsmechanik theilt uns der Autor mit, dass er schon bald nach ihrer vorjährigen Aussprache ihre nur theilweise Berechtigung erkannt hat. Prof. BÜTSCHLI vertritt zugleich dieselbe Einschränkung, die wir ihr oben haben folgen lassen, so dass statt einer Differenz eine sehr erfreuliche Übereinstimmung unserer Ansichten besteht.

Litteraturverzeichnis.

- 1) WILH. ROUX, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig 1895. Bd. I u. II.
- 2) Derselbe, »Einleitung« zum Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Dies Archiv. Bd. I. pag. 1—38. 1894.
- 3) O. BÜTSCHLI, Betrachtungen über Hypothese und Beobachtung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1896. pag. 7—16.
- 4) WILH. ROUX, Über den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches (*Rana fusca*). Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. I. 1894.
- 5) Derselbe, Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
- 6) CARL ERNST V. BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion. Theil I. 1828. pag. 22.
- 7) WILH. ROUX, Über die Verzweigung der Blutgefäße des Menschen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 12. 1878 und Bd. 13. 1879.
- 8) ERNST HAECKEL, Anthropogenie. 4. Aufl. 1891.
- 9) WILHELM MÜLLER, Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. Hamburg 1883. Das erwähnte Referat steht in der Breslauer ärztlichen Zeitschrift. 1883. Nr. 15. pag. 164 u. f.; es ist zum Theil wieder abgedruckt in meinen gesammelten Abhandlungen. Bd. II. pag. 21—23.
- 10) WILH. ROUX, Über die Bedeutung »geringer« Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der ersten Furchungszellen. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. IV. pag. 1—74. 1896.
- 11) O. BÜTSCHLI, Vorwort zu den Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien. 1876.
- 12) Derselbe, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen. Leipzig 1892. Sowie mehrere frühere und spätere bezügliche Abhandlungen.
- 13) M. TRAUBE, Archiv f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Med. 1867.
- 14) G. BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
- 15) G. QUINCKE, Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Ann. d. Physik u. Chemie. 1888. Bd. 35.
- 16) M. HEIDENHAIN, Cytomechanische Studien. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. I. 1895 und Verhandl. d. anat. Ges. zu Berlin. 1896.
- 17) L. RHUMBLER, a) Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
b) Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? l. c. Bd. IV. 1897,
- 18) H. DRIESCH, Über den Antheil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsergebnissen. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. pag. 295—300. 1896.
- 19) Derselbe, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.

- 20) CURT HERBST, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. I u. II in den Mittheilungen aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XI; III—VI in dem Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. II. 1896.
- 21) W. PREYER, Specielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885. 638 Seiten.
- 22) LUDW. FICK, Über die Ursachen der Knochenformen. Experimentaluntersuchungen. Marburg 1857 u. 1858.
- 23) GUST. KIRCHHOFF, Vorlesungen über mathematische Physik: Mechanik. Leipzig 1876.
- 24) GUST. BORN, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1881. Nr. 3 u. 4.
- 25) A. RAUBER, Die Theorien der excessiven Monstra. Zweiter Beitrag. VIRCHOW's Archiv. Bd. 74. 1878. pag. 117.
- 26) RUD. FICK, Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1893. Bd. 56. pag. 576.
- 27) C. WEIGERT, Neue Fragestellungen in der pathologischen Anatomie. Vortrag, geh. auf d. Naturf.-Vers. zu Frankfurt. 1896. Deutsch. med. Wochenschrift. 1896. Nr. 40.
- 28) HEINR. HERTZ, Die Principien der Mechanik, in neuem Zusammenhange dargestellt. Mit einem Vorwort von H. VON HELMHOLTZ. Leipzig 1894. (Gesammelte Werke. Bd. III.)
- 29) O. SCHULTZE, Über die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1882. Bd. 47.
- 30) B. SOLGER, Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Knochenarchitektur. 1 Taf. Untersuch. z. Naturl. d. Menschen u. d. Thiere. 1896. Bd. 16. H. 1/2. pag. 187—318.
- 31) HERMANN LOTZE, Grundzüge der Metaphysik. Leipzig 1883.
- 32) WILH. ROUX, Zu H. DRIESCH's »Analytischer Theorie der organischen Entwicklung«. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. IV. 1896. pag. 480.
- 33) O. ZUR STRASSEN, Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
- 34) WILH. ROUX, in: Verhandl. d. anat. Ges. zu Straßburg. 1894. pag. 147—149.
- 35) Derselbe, Über die verschiedene Entwicklung isolirter erster Blastomeren. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. I. 1895. pag. 597 u. f.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	1
I. Abschnitt. Das Ziel und die besonderen Aufgaben der Entwicklungsmechanik	3
a. Frühere Darlegungen des Programms.	3
b. O. HERTWIG's Kritik und eigene Auffassung	31
c. Die Physik und Chemie kennen keine gestaltenden Kräfte (O. HERTWIG)	50
d. Zusammenfassung des ersten Abschnittes	68
e. Anhang: Deskriptive und causale Forschung	73

	Seite
II. Die Methoden der Entwicklungsmechanik	219
a. Meine früheren Darlegungen über die causalen Forschungsmethoden der Morphologie der Organismen.	219
b. Beurtheilung der Einwendungen O. HERTWIG's und O. BÜTSCHLI's gegen diese Methodik.	245
c. Über die Verwendung des »anorganischen« Experiments zu Schlüssen auf die Ursachen »organischer« Gestaltungen	251
d. Zulässigkeit und Bedingungen des Schlusses vom morphologischen Experiment am »lebenden« Organismus auf das normale Gestaltungsgeschehen	255
e. Das causal-analytische morphologische Experiment als die besondere Forschungsmethode der Entwicklungsmechanik	270
f. Nothwendigkeit einer schärferen Unterscheidung der Begriffe: Regel, Norm und Gesetz in der Zoobiologie	294
g. Nächste Aufgaben und Aussichten der entwicklungsmechanischen Forschung	305
III. Der Name Entwicklungsmechanik	309
IV. Über O. HERTWIG's Kritik meiner speciellen entwickelungsmechanischen Untersuchungen.	317
V. Zusammenfassung	331
Zusätze	335
Litteraturverzeichnis	340



Über die Fähigkeit des Periostes Knorpel zu bilden.

Von

Prof. Josef Schaffer

in Wien.

Mit Tafel V.

Eingegangen am 13. April 1897.

Veranlassung zu nachfolgenden Bemerkungen giebt mir eine von H. KOLLER¹⁾ vor Kurzem veröffentlichte Untersuchung, welche hauptsächlich angestellt worden war, um Aufschlüsse über die Herkunft einer knorpelhaltigen Geschwulst am Kronenfortsatz des Unterkiefers zu erhalten. Da der Verfasser den Kronenfortsatz, gestützt auf die Angaben von BROCK und KASSOWITZ für einen rein bindegewebig vorgebildeten Knochen hielt, so war für ihn der partiell chondromatöse Tumor an einer Stelle entstanden, von der bis jetzt wenigstens nicht nachgewiesen ist, dass sie in der Norm je einmal früher knorpelig gewesen sei.

Daraus ergab sich die weitere Frage, ob denn das Periost eines bindegewebig vorgebildeten Knochen die Fähigkeit besitzt, unter gewissen Bedingungen Knorpel zu bilden. Auf Grund seiner Beobachtungen beantwortet der Verf. diese Frage dahin, dass das Periost bindegewebig vorgebildeter Knochen die latente und unter normalen Bedingungen nie hervortretende Eigenschaft der Knorpelproduktion besitzt.

¹⁾ Ist das Periost bindegewebig vorgebildeter Knochen im Stande Knorpel zu bilden? Experimentelle Untersuchung über den Einfluss durch einen äußeren Eingriff gesetzter Bedingungen auf die Entstehung eines bestimmten, an der betreffenden Stelle neuen Gewebes auf Basis latent vorhandener Anlage. — Aus dem Privatlaboratorium des Privatdoc. Dr. HANAU in Zürich. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896. pag. 624—656.

Diese »durch die Arbeit des Herrn Dr. KOLLER festgestellte Thatsache« wird durch A. HANAU¹⁾ auch sofort in ein besonderes Licht gerückt, indem HANAU mit Bezug auf die von ROUX aufgestellte Theorie von der Abhängigkeit der Knorpelbildung von gewissen mechanischen äußeren Einwirkungen, hervorhebt, dass diese Theorie durch die Arbeit seines Schülers KOLLER eine weitere und, wie ihm scheint, kräftige Stütze erhalten hat, ja, dass der von KOLLER erbrachte Nachweis die Wirkung dieses mechanischen äußeren Einflusses noch weit reiner darstellt, als es durch die früheren Erfahrungsthatssachen geschah, da er losgelöst erscheint von dem embryonal histogenetischen.

Mit diesen »früheren Erfahrungsthatssachen« nun haben es die beiden Autoren nicht sehr genau genommen und ich glaube kaum, dass es zur Beantwortung der von KOLLER aufgestellten Frage einer eigenen, experimentellen Untersuchung bedurft hätte. Dies schmälert jedoch durchaus nicht den Werth der von KOLLER festgestellten Thatsachen, dass nämlich der Callus der rein bindegewebig vorgebildeten Schädelknochen beim Kaninchen nie, derjenige des Unterkiefers und Jochbogens stets und der des Supraorbitalrandes gelegentlich knorpeliger Natur ist.

Für den Unterkiefer war es schon durch zahlreiche Untersuchungen festgestellt, dass im Verlaufe seiner Entwicklung das Periost des ursprünglich rein periostal entstehenden Knochen an verschiedenen Stellen normaler Weise Knorpel zu bilden beginnt.

KOLLER selbst ist während seiner Litteraturstudien auf die Angabe von BROCK²⁾ gestoßen, dass beim Schwein der Angulus des Unterkiefers knorpeligen Ursprungs ist und auf die von KASSOWITZ³⁾, dass auch im Processus glenoidalis Knorpelgewebe auftritt; wenn er das letztere, auctore HERTWIG »nach den heutigen Kenntnissen« nicht als echten Knorpel anerkennt, so hätte ihn ein Durchschnitt durch einen embryonalen Gelenkfortsatz eines Besseren belehren können.

¹⁾ Nachtrag zu der Arbeit des Herrn Dr. KOLLER: Über die Beziehungen der durch die Arbeit des Herrn Dr. KOLLER festgestellten Thatsache der chondroproduktiven Fähigkeit des Periostes rein bindegewebig vorgebildeter Knochen zu der von W. ROUX aufgestellten Theorie über die Ursachen der Lokalisation der Knorpel- und Knochenbildung im Skelet. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896. pag. 657—659.

²⁾ Über die Entwicklung des Unterkiefers der Säugethiere. Zeitschr. . wiss. Zool. Bd. 27. 1876.

³⁾ Die normale Ossifikation etc. Wien 1881. pag. 74.

Damit wäre eigentlich die ganze Fragestellung KOLLER's erledigt gewesen; er hilft sich jedoch über diese Thatsachen hinweg, indem er in den angeführten Befunden der nachträglichen Knorpelbildung am hinteren Ende des Unterkiefers (BROCK) und in dem analogen (allerdings von Anderen bezweifelten) Vorgänge an den Enden der Clavicula (KASSOWITZ), also an rein bindegewebig angelegten Knochen noch keine Entscheidung seiner Frage sieht: »Diese Vorgänge könnten wohl noch so gedeutet werden, dass ein bindegewebig vorher entstandener und ein nachträglich nebenan aus anderer Matrix gebildeter, knorpelig angelegter Knochen mit einander verschmelzen.«

Für eine solche »Deutung« geben aber die Schilderungen der beiden angeführten Autoren nicht den geringsten Anhalt, indem BROCK ¹⁾ für die Knorpelbildung am Unterkiefer ausdrücklich betont, dass der Knorpel von Anfang an vom Periost umschlossen ist, nur aus Zellen der inneren Periostschicht entsteht und mit den Osteoblasten des anstoßenden Knochen direkt zusammenhängt. Ebenso wenig kann die Behauptung von KASSOWITZ ²⁾, dass das Periost zur Gelenkverbindung mit dem Schläfenbein einen Knorpel bildet, anders gedeutet werden, als dass es sich um dasselbe Periost handelt, welches bisher Knochen erzeugt hat. Ich selbst habe in einer eingehenden Untersuchung über die Verknöcherungsvorgänge am Unterkiefer ³⁾ aus einander gesetzt, dass bei der Entwicklung des Gelenkfortsatzes frühzeitig eine Änderung des Gewebetypus eintritt, indem die Bildungszellen, d. h. Osteoblasten, welche zuerst Knochen producirt haben, im engsten räumlichen Zusammenhange mit diesem ein Übergangsgewebe zu Knorpel und endlich hyalinen Knorpel bilden.

Damit sind jedoch die Beweise dafür, dass im Laufe der normalen Knochenentwicklung das Periost Knorpel bilden kann, nicht erschöpft.

KASSOWITZ, dessen Arbeit dem Autor ja bekannt war, führt außer den bereits genannten Stellen, an denen »normale Knorpelbildung im Periost« ⁴⁾ vorkommt, auch noch die Tuberositas radii, die Symphyse des Unterkiefers und die Spina scapulae an. Nach KÖLLIKER ⁵⁾ gehört auch die Gelenkgrube des Schläfenbeins hierher.

¹⁾ l. c. pag. 295.

²⁾ l. c. pag. 75.

³⁾ Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 32. 1888.

⁴⁾ l. c. V. Kap. pag. 67 und Med. Centralbl. 1877. Nr. 5. pag. 65.

⁵⁾ Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 1889. pag. 339.

Diese Beispiele dürften genügen, um zu zeigen, dass die chondroproduktive Fähigkeit des Periostes rein bindegewebig entstehender Knochen schon lange außer Frage gestellt war.

An dieser Thatsache ändert der Umstand nichts, dass es sich dabei um embryonal-histogenetische Vorgänge handelt, denn es wird kaum Jemand behaupten wollen, dass das Knochen producirende Periost des Embryo von dem des jugendlichen Individuums wesentlich verschieden ist.

Immerhin scheint es mir von Interesse, hier einer Stelle Erwähnung zu thun, an der auch beim Erwachsenen die metaplastische Fähigkeit des Periostes Knorpel zu bilden, wenn auch in beschränktem Maße, unter normalen Bedingungen zu Tage tritt. Dies ist der Fall an den Endphalangen der Finger, vielleicht auch an denen der Zehen.

Das Nagelglied der Endphalangen ist bekanntlich ein rein bindegewebig entstehender Knochen (SCHÄFER, DIXEY)¹⁾. An Durchschnitten durch dasselbe (Fig. 1) finde ich nun an der Oberfläche des Knochens zwischen den einstrahlenden Sehnenenden, die hier theilweise gleichzeitig das Periost bilden (*P*), neben typischen Osteoblasten Zellen, welche eine deutliche Kapsel besitzen, um welche sich nicht selten ein homogener Hof von Grundsubstanz entwickelt zeigt, der durch intensive Färbbarkeit mit Hämatoxylin ausgezeichnet ist (Fig. 1 *Kn*).

Die Höfe benachbarter Zellen können zusammenfließen, so dass dann blasige, mit Kapseln versehene Zellen in einer mit Hämatoxylin blau gefärbten Grundsubstanz eingeschlossen erscheinen, das typische Bild des hyalinen Knorpels. Dass diese Knorpelbildung ebenfalls nur eine provisorische ist, erkennt man an den Resorptionsabuchten, welche die dünne Knochenrinde der Phalange (*PK*) zeigt, deren blau färbbare Säume als Kitt- und Ansatzlinien auch noch in den oberflächlichen Bälkchen der Spongiosa, ebenso wie in der Knochenrinde sichtbar sind.

Die hier geschilderte Knorpelbildung ist offenbar in Analogie zu setzen mit der, welche RANVIER²⁾ und RENAUT³⁾ in Sehnen-

¹⁾ SCHÄFER, E., and DIXEY, F., Preliminary note of the ossification of the terminal phalanges of the digits. Proc. of the roy. soc. of London. Vol. XXX. No. 205. 1850. — DIXEY, F., On the ossification of the terminal phalanges of the digits. Ibidem No. 207.

²⁾ Les éléments et les Tissus du système conjonctif. Journ. de Mikrographie. XIV. Année. No. 10. 1890 und Traité technique (Deutsche Übersetzung. pag. 383).

³⁾ Traité d'Histologie pratique. T. I. Paris 1898. pag. 355.

ansätzen an hyalinen Knorpel beschreiben. Dieselbe Erscheinung kann man aber auch an vielen anderen Stellen sehen, wo Sehngewebe in periostalen Knochen einstrahlt. Untersucht man z. B. den Ansatz der Achillessehne an den Tuber calcanei vom Kalb (Fig. 2) an sagittalen Längsschnitten, so findet man die Sehnenbündel direkt in den Knochen einstrahlen.

Zwischen ihnen haben die reihenweise geordneten Zellen eine Metamorphose in typische Knorpelzellen erfahren, so dass unmittelbar an den Knochen, der ja auch rein periostal entstanden ist, ein echter Faser- oder Bindegewebsknorpel (*FK*) stößt, welcher ebenfalls wieder der Resorption verfällt, um dem Knochengewebe Platz zu machen (*R*).

Das Periost, welches hier die Knochenbälkchen des Tuber calcanei erzeugt, bildet andererseits auch echte Knorpelzellen, so dass zwischen dem Faserknorpel, dessen Grundsubstanz der Hauptsache nach aus Faserbündeln besteht und dem periostalen Knochen (*PK*) dünne Lagen echten Hyalinknorpels (*Kp*) eingeschaltet erscheinen, in denen Resorption und Einlagerung neoplastischen Knochens (*PK'*) stattfindet, wie bei der endochondralen Ossification.

Diese Knorpelzellen führe ich jedoch nicht, wie RANVIER¹⁾, auf eine Umwandlung bereits typisch-differenzirter Sehnenzellen zurück, von welchem Vorgange RANVIER eine sehr eigenthümliche Darstellung giebt. Die Knorpelzellen gehen hier vielmehr aus indifferenten Bildungszellen hervor, welche sich — sichtlich unter verschiedenen mechanischen Einflüssen — theils in Knochenzellen, theils in Knorpelzellen, theils endlich in typische Sehnenzellen umwandeln können.

Solche Änderungen des Gewebetypus sind dem Histologen längst bekannt: das Periost ist zuerst Perichondrium und kann dann zeitweilig wieder zu Perichondrium werden. Dieser Fall kann aber auch eintreten, ohne dass es je Perichondrium war, nur wird es dann wieder Periost. In der Gegend der sog. encoche kann man lange Zeit hindurch beobachten, dass das gleiche Bildungsgewebe im engsten räumlichen Zusammenhange Knochen und hyalinen Knorpel erzeugt. Das Chordaepithel kann nach den neuesten Untersuchungen von v. EBNER²⁾ eine Reihe morphologisch und mikrochemisch höchst

¹⁾ Journ. d. Micrographie. XV. Année. 1891. No. 7.

²⁾ Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896. pag. 469.

verschiedener Gewebetypen erzeugen, so lange es den Charakter indifferenten Bildungszellen beibehält.

Diese Thatsachen, welche sich leicht noch durch eine Reihe anderer Beispiele vermehren ließen, sind lange Zeit falsch gedeutet worden, indem man die räumlichen Übergänge dieser verschiedenen Gewebe gleichzeitig als genetische auffasste, d. h. aus einem fertigen Gewebe, z. B. dem hyalinen Knorpel oder der Chorda, Knochen oder Knorpel in der Weise hervorgehen ließ, dass sich die voll differenzierte Knorpelzelle in ein Knochenkörperchen, die blasige Chordazelle in eine Knorpelzelle umwandeln sollte.

Diese metaplastische Anschauung wird heute noch von vielen Autoren wenigstens für einige Objekte festgehalten, unter denen der Unterkiefer die größte Rolle spielt. Meine Untersuchungen an einer geschlossenen Entwicklungsreihe des Unterkiefers vom Schaf haben die Haltlosigkeit einer solchen metaplastischen Anschauung darzulegen versucht und an ihre Stelle die metaplasirende Fähigkeit des indifferenten Bildungsgewebes zur Erklärung räumlicher und genetischer Gewebeübergänge herangezogen.

Für den Unterkiefer sind meine Anschauungen durch die unten citirte Arbeit von HENNEBERG bestätigt worden.

Die Ursachen für solche Änderungen im Gewebetypus mögen vielfach in mechanisch-funktionellen Verhältnissen begründet sein und glaube ich, dass die Erklärung derselben keine uninteressante Aufgabe für die Entwicklungsmechanik sein wird.

Dass die bisher vorliegenden Versuche von ROUX¹⁾, jegliche Knorpelbildung auf die mechanische Wirkung von Abscherung und Druck zurückzuführen, nur eine theilweise Erklärung zu geben vermögen, hat HANAU mit Recht hervorgehoben²⁾.

Für die Knorpelbildung bei niederen Thieren müssen wir uns stets die Thatsache vor Augen halten, dass das Knorpelgewebe gegenüber dem Knochengewebe das phyletisch ältere³⁾ und histologisch einfachere, eines rascheren Wachstums fähigere ist. Letzterer Umstand dürfte auch seine provisorische Verwendung bei der Entwicklung des Skelettes der höheren Thiere vielfach verständlich

¹⁾ Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig 1895. Bd. I. pag. 810. Bd. II. pag. 328.

²⁾ Nach der Darstellung von ROUX kämen die mechanischen Momente von Abscherung und Druck allerdings hauptsächlich nur für die Erhaltung und das spätere Knorpelwachsthum in Betracht.

³⁾ BUSCH, Zur weiteren Begründung der Osteoblastentheorie. Verhandl. d. phys. Ges. zu Berlin. 1879. Nr. 10.

machen und verweise ich betreffs dieses Punktes auf die von mir citirten und speciell zur Erklärung der Knorpelbildung am Unterkiefer herangezogenen Anschauungen von H. MÜLLER, LOVÉN, STRELZOFF etc., welche ich in den Satz zusammenfassen konnte¹⁾, dass der Knorpel dort, wo er durch metaplasirende Thätigkeit des Periostes entsteht, eine rein provisorische Bedeutung besitzt, gleichsam als Modell dient, um welches die Knochenform gegossen wird und welches alsbald wieder der Resorption anheimfällt, um dem definitiven Ausgusse mit Knochen Platz zu machen.

Durch die vorstehenden Ausführungen glaube ich gezeigt zu haben, dass die Thatsache der Knorpelbildung von Seiten des Periostes rein bindegewebig entstandener Knochen keine neue ist und nicht erst eines experimentellen Nachweises bedurfte.

Was nun den eigentlichen Ausgangspunkt der Arbeit KOLLER's, eine Erklärung für das Vorkommen einer knorpeligen Geschwulst am Kronenfortsatz des Unterkiefers zu suchen, anlangt, so ist es nicht uninteressant, dass KOLLER selbst und zwar durch ziemlich weitläufige theoretische Betrachtungen über die verschiedenen Ursachen der Callusbildung, sowie über die Prädisposition eines embryonal angelegten Knorpels im Gegensatze zu derjenigen des regenerativ entstandenen zur Enchondrombildung auf die Vermuthung kommt, ob nicht auch am Kronenfortsatze im Laufe seiner Entwicklung Knorpel vorkomme.

Auf eine diesbezügliche Anfrage HANAU's wurde KOLLER von Prof. G. BORN in Breslau auf die Arbeit von MASQUELIN²⁾ aufmerksam gemacht, in welcher das Vorkommen eines Knorpelkernes im Kronenfortsatz des menschlichen Unterkiefers nachgewiesen wird.

In meiner oben citirten Abhandlung, die dem Verfasser entgangen ist, habe ich mich ebenfalls eingehender mit der Knorpelbildung im Kronenfortsatze beschäftigt und einerseits die Geschichte derselben zusammengestellt, aus welcher hervorgeht, dass vor MASQUELIN bereits BRUCH³⁾ und STRELZOFF⁴⁾ Knorpelgewebe oder Reste desselben im Processus coronoides beobachtet haben, andererseits nachweisen

¹⁾ l. c. pag. 333.

²⁾ Recherches sur le développement du maxillaire inférieur. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 2. Sér. T. XLV. No. 4. 1878. KOLLER citirt angeblich nach MINOT T. XIV. 1874. MINOT citirt richtig 1878 und XIV ist Druckfehler.

³⁾ Denkschr. d. Schweiz. naturforsch. Ges. Bd. XII. 1843.

⁴⁾ Untersuchungen aus d. pathol. Institut. zu Zürich. Herausgegeben von EBERTH. 1873. H. 1.

können, dass im Kronenfortsatze beim Schafembryo ein schmaler, langer Knorpelkern als relativ späte, aber direkte Bildung des ursprünglichen Periostes auftritt und dass derselbe seine Funktion noch während des Fötallebens vollendet, so dass gegen Ende desselben keine Spur von Knorpel mehr im Kronenfortsatz gefunden wird.

Diese meine Angaben wurden erst kürzlich von einem Schüler O. HERTWIG's, B. HENNEBERG¹⁾, am Menschen nachuntersucht und im Wesentlichen bestätigt.

HENNEBERG beobachtete das Auftreten von Knorpel im Kronenfortsatz beim Embryo von 11 cm Scheitelsteißlänge — also ebenfalls relativ spät, da die Knorpelbildung im Gelenkfortsatz schon beim 6,5 cm langen und die in der Symphyse beim 7,5 cm langen Embryo im Gange ist — und scheint es ihm unzweifelhaft, dass der hier als Perichondrium auftretende Theil des Unterkieferperiostes als Matrix des Knorpels anzusehen ist. Bei Embryonen von 15 cm hat die Knorpelbildung bereits ihre Höhe erreicht und beim Embryo von 18 cm Länge sind im Kronenfortsatz bereits keine Spuren von Knorpel mehr zu entdecken.

Zum Schlusse sei noch erwähnt, dass auch bereits experimentelle Erfahrungen über die chondroproduktive Fähigkeit des Periostes vorliegen. Ich verweise, um nur ein Beispiel herauszugreifen, auf die Untersuchungen von RIGAL und VIGNAL²⁾, welche mir, obwohl sie an Röhrenknochen angestellt wurden, für die aufgeworfene Frage vollkommen beweiskräftig scheinen. Die mittleren Partien eines Röhrenknochen vom Erwachsenen sind als rein periostal gebildeter Knochen anzusehen. Der Callus, welcher an solchen Stellen bei complicirten Frakturen bei Ausschluss jeglicher Eiterung auftrat, war knorpelig, so dass die Verfasser selbst zu dem Schlusse kamen, dass dem Periost allein die Fähigkeit Knorpel zu bilden zukomme.

Von besonderem Interesse scheinen mir noch die Experimente, welche MAAS³⁾ an den marklosen Oberarmknochen der Vögel — er wählte dazu möglichst alte Thiere — angestellt hat, weil man die

¹⁾ Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers beim Menschen. Diss. Berlin 1894.

²⁾ Sur la formation du cal. Compt. rend. T. 90. No. 21. 1880. — Recherches expérimentales sur la formation du cal et sur les modifications des tissus dans les pseudarthroses. Arch. de physiol. No. 3 u. 4. 1881.

³⁾ Über das Wachsthum und die Regeneration der Röhrenknochen mit besonderer Berücksichtigung der Callusbildung. Archiv für klin. Chirurgie. Bd. XX. H. 4.

mittleren Partien dieser Knochen, so weit sie für die Versuche in Betracht kamen, sicher als rein periostal entstandene ansehen kann. Der bei Frakturierung dieser Stellen auftretende Callus stellte zu einer gewissen Zeit eine Knorpelmasse dar, welche kontinuierlich außen um die Bruchenden, zwischen ihnen und in der (marklosen) Markhöhle liegt.

Wenn ich in den vorliegenden Ausführungen nun auch keine wesentlichen, neuen Thatsachen beibringen konnte, so glaube ich doch die Absicht, die mich bei denselben geleitet hat, hinlänglich deutlich dargethan zu haben. In dem Maße, als die Zahl der wissenschaftlichen Arbeiten auf unserem Gebiete zunimmt, muss auch die Vorsicht bei der Feststellung »neuer Thatsachen« und die Gewissenhaftigkeit in der Benutzung älterer begründeter Angaben zunehmen; sonst werden derartige Arbeiten zu einem unnützen Ballast unserer Litteratur.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

- Fig. 1. Aus einem Querschnitt durch die Endphalange (Nagelglied) eines Fingers vom Hingerichteten. *P* Perichondrium, beziehungsweise Sehneninsertion. *Kn* Knorpelzellen, *PK* periostale Knochenrinde, *Ob* Osteoblastenlager des Markes, *Ok* Osteoklast, *Sp* Spongiosabälkchen, *F* Fettzellen. Vergr. 180.
- Fig. 2. Längsschnitt durch den Ansatz der Achillessehne an den Tuber calcanei vom Kalb. *PK* periostaler Knochen, *FK* in Faserknorpel umgewandelte Sehne, *Knz* Knorpelzellen, *Kp* homogener Knorpel, *R* Resorptionslücken im Knorpel. *PK'* in dieselben eingelagerter Knochen. Vergr. 180.
-

Observations and Experiments on Regeneration in Planarians.

By

Harriet Randolph.

With 19 figures in text.

Eingegangen am 1. April 1897.

The following pages contain an account of some experiments on the regeneration of Planarians during the summer of 1893 at the Marine Biological Laboratory at Wood's Holl.

The experiments were undertaken as the preliminary part of an investigation of the histological details of regeneration, but the material proved unfavorable and the record of the experiments was laid aside.

Planaria maculata, a species that possesses the power of regeneration in great degree is to be found in large numbers in Mary's Lake on the island of Naushon — the estate of Mr. JOHN M. FORBES — near Wood's Holl.

Regeneration in this species takes place with great rapidity without regard to the size of the piece that regenerates or, the pharynx excepted, to the part of the worm from which it is taken. This statement is based upon the results of the following experiments.

The Planarians were placed on a glass slide under a dissecting microscope and the cut made with a very fine, sharp scalpel. The pieces were then transferred at once to glass dishes which were kept uncovered. The water was changed as a rule once in every twenty-four hours. As the distance between the lake and the laboratory was too great to admit of bringing water every day, rain-water was at first used as a substitute, and later in the season water from a well said to be fed by springs. There was no evidence at any time that the worms were differently affected by the different kinds of water. No food was given to the Planarians, but they moved

slowly and regularly over the bottom of the shallow dishes apparently feeding upon the slight sediment that settled there. Individuals kept in this way for weeks seemed in no way different from those brought fresh from the lake.

1. An experiment with sixty specimens to determine what percentage of pieces regenerate. A transverse cut was made along the line a—b Fig. 1.

In transferring the pieces to the dishes in which they were to be kept two of the posterior parts were lost, thus leaving sixty anterior and fifty-eight posterior pieces. When fully regenerated there were forty-eight individuals from the anterior halves, while from the posterior pieces there were six more than at first, i. e. sixty-four individuals. (For explanation of the increase in number see under Fission.)

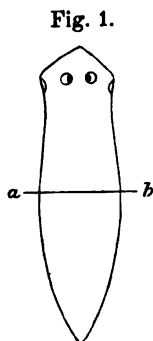


Fig. 2.



2. Experiments with specimens cut longitudinally through the middle along the line a—b Fig. 2.

In each piece the missing half was regenerated¹⁾.

¹⁾ *Bdelloura candida*. An experiment was started on the fifteenth of June with a number of individuals cut transversely in the middle region. Regeneration was very slow and the pieces died in such numbers that on the twenty-eight of July only one anterior part remained. It, however, was apparently completely regenerated.

In another experiment started on the fifteenth of June an individual was divided by a longitudinal vertical cut into two pieces, two-thirds and one-third respectively. The entire pharynx was in the larger piece. The smaller piece regenerated and by the twenty-eighth of July had become a normal worm in all respects except two; viz., only one eye was formed and the pharynx was bifid.

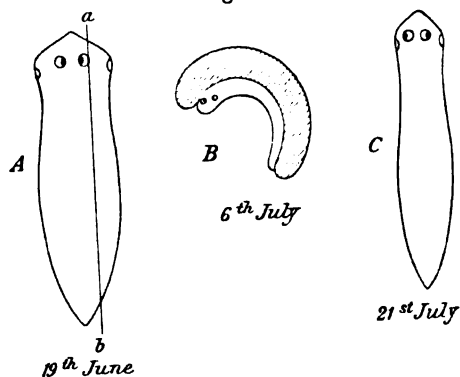
3. Experiments to determine the lower limit of size of pieces capable of regeneration.

The following examples are taken from a number of cases of similar character.

a. Specimen »W« cut on the nineteenth of June by a longitudinal vertical section into two pieces, two-thirds and one-third respectively (*a—b* Fig. 3 *A*).

On the sixth of July the one-third piece had regenerated as shown in Fig. 3 *B*. The shaded part of the figure represents the original tissue, the unshaded the regenerated portion. The eyes

Fig. 3.



appeared in the newly-formed tissue. This was as yet narrower than the piece of the original worm and was not of the same width throughout its whole extent. On the thirteenth of July the pharynx was fully formed. On the twenty-first of July the Planarian had the appearance of a normal worm except in regard to the eyes. Normally the pigmented part of the eye occupies the inner (median) part of the pigment-free area of that region. In the one-third piece of »W« the pigmented cells of the eye were at the outer side (Fig. 3 *C*).

For the details of the regeneration of the two-thirds piece of »W« see the section on Fission (pag. 361).

In all cases as soon as the cut is made the pieces move quietly away. The parts of worms cut longitudinally cannot for a time crawl in a straight line, but move in a curve that bends toward the injured side. When the piece is narrow the movement is more or less in a circle until the missing tissue is replaced. The narrower the piece the smaller the circle described by its movements.

b. Specimen 'T' cut on the seventeenth of July by longitudinal vertical section into two pieces, three-fourths and one-fourth respectively.

In both pieces the missing parts were regenerated. (See under Fission.)

c. In individuals cut by longitudinal vertical section into two equal parts each half was divided transversely into two equal parts and each of these was again divided transversely as nearly as possible into two equal parts, thus dividing the worm into eight pieces (Fig. 4).

This experiment was repeated a number of times and in all cases each piece lived. Regeneration of all the missing parts took place with one exception, when eyes were not formed in pieces V and VI.

Fig. 4.

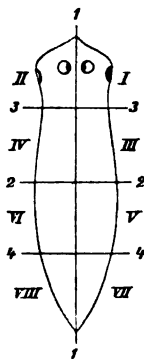
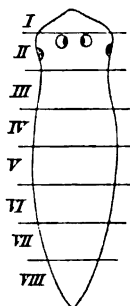


Fig. 5.



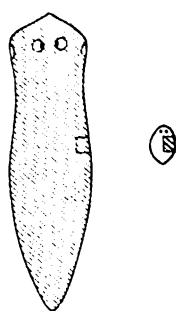
d. An experiment in which an individual was divided on the nineteenth of June by transverse cuts into eight pieces (Fig. 5).

Seven of the pieces (including 1, 2, and 8) lived and, with the exception of one individual in which eyes were not formed, all the missing parts were regenerated. The new individuals lived and seemed entirely normal until the thirteenth of July when they died from an accident.

Experiments of the kind indicated under c. and d. were suggested by the tearing in half of long narrow strips such as one-fourth longitudinal parts. Below a certain limit of width the strain of the weight of the piece in crawling is greater than the cohesion of its tissues,

and the anterior part of the piece very soon (generally within a few minutes) pulls away from the posterior. In these instances complete regeneration takes place in each piece. A noticeable feature in the regeneration of pieces one-half the full size or less is the constancy of proportion between the amounts of old and of new tissue. If the part removed by a longitudinal section be one-half or more than one-half, the amount of new growth is equal to the amount of the piece by which it is formed. This is very clearly shown by pieces one-third and one-fourth the width of the whole animal; the new individuals are respectively two-thirds and one-half the width of the original worm. If less than

Fig. 6.



one-half of the body be removed by either a transverse or a longitudinal cut there is a restoration of the amount that has been lost. If, however, the piece that gives rise to new tissue be a fragment of less than the whole length, as shown in Fig. 4, the process is less simple. Enough new tissue is formed to restore the missing parts of that half and thus make the fragment a complete half-Planarian. This reconstructed half is, however, formed on the smallest possible scale, as may be seen in the diagram, Fig. 6. At the same time the other half is developed.

Until the new mouth and digestive apparatus are formed the piece decreases in size. The loss is most noticeable in pieces cut from the tip of the tail. By an occasional slip of the scalpel pieces very much smaller than those described in 3 c. and d. were cut off. In no case, however, when these small pieces were kept did they fail to become complete animals. In general a piece only large enough to be seen with the naked eye will develop into a perfect whole.

Abnormalities.

Among several hundred Planarians collected at different times during the summer there were four individuals with forked tails. Two other cases were found among the tail-pieces of the worms that had been cut transversely into two on the nineteenth of June. It is not now possible to say whether or not these two tails were forked at the time of the operation. If this condition were a later development the case is not, as will be shown below, an unparalleled one.

In one lot of worms one individual was found with a cup-shaped growth on the back near the posterior end. The shape of the outgrowth resembled the typical form of the apothecium of lichens, except that a piece was lacking on one side — the side toward the head of the worm.

Three other cases of abnormalities are recorded in the section on Fission (pag. 361).

Several sets of experiments were undertaken to discover the conditions under which the forking of the tails arises. Subsequently an attempt was made to double the anterior structures and to bring about other features of abnormal growth. While abnormality and heteromorphosis occur after operations with some degree of frequency, in most cases there is merely a regeneration of the parts that are lacking.

4. Experiments to produce double tails.

a. Specimen >IX< cut longitudinally in the median line from a point close in front of the pharynx through the posterior region (Fig. 7A).

In making median longitudinal cuts the pharynx was pushed by the knife more or less to one side, and in order that all the pieces might be alike it was afterward cut off. Its active movements in the water after its removal suggested the possibility of regeneration; but I never succeeded in keeping one alive for more than a few hours. The pharynx is much larger than other fragments that live and regenerate; it is, however, much more differentiated than other pieces that I have isolated, and its failure to give rise to new tissue is probably in direct relation to this.

The posterior part of the two halves of the tail in IX remained apart and each produced new tissue on its median side (Fig. 7B). The operation took place on the thirteenth of July. On the thirty-first of July the edges along the anterior part of the cut had united and there were two pharynges closely crowded in a common pharyngeal cavity. The additional pressure of the cover-glass caused a rupture of the wall of the pharyngeal cavity and some of the loosened cells were drawn into each pharynx and passed thence into the digestive tract. In this way the complete continuity of the pharynges with the digestive tract was made evident. The beginning of each pharynx was probably laid down before the two halves of the body

joined along the anterior part of the cut. The two tails were the result of the formation of new tissue along the edges of the cut before the union of the edges had progressed so far posteriorly. By the rapid growth of new tissue the edges were pushed past each

Fig. 7.

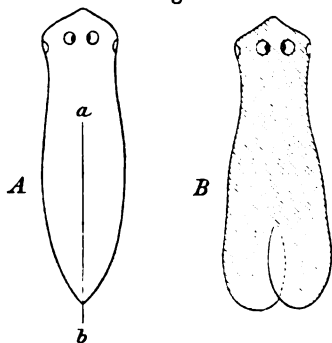
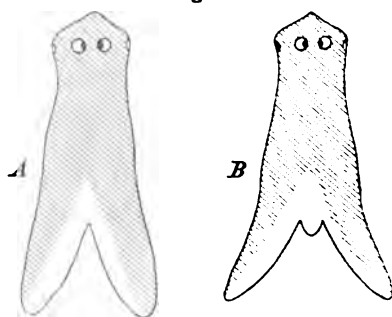


Fig. 8.



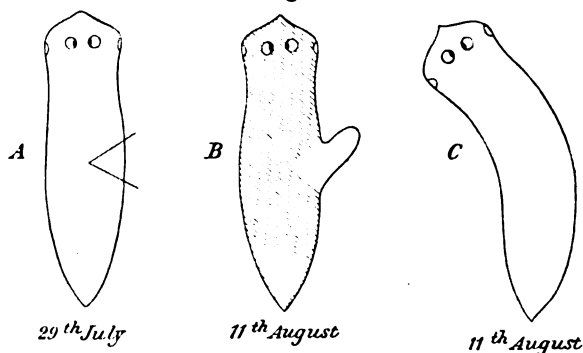
other, one above and one below; and thus farther union was impossible.

b. Five other worms were operated upon in the same way (Fig. 7 *A*) on the first of August. On the twenty-first of August there were two with forked tails (Fig. 8 *A*) and one individual with a third (wholly new) tail between the other two (Fig. 8 *B*).

c. A piece was cut from the side of seven worms (Fig. 9 *A*).

The operation took place on the twenty-ninth of July. On the eleventh of August five had regenerated the lost part and presented a normal appearance. In one specimen there was a lateral outgrowth directed anteriorly (Fig. 9 *B*). The anterior half of the remaining individual was bent toward the uninjured side (Fig. 9 *C*).

Fig. 9.



- d. A cut was made in ten specimens as shown in Fig. 10.

The cut was made on the seventh of August. On the twenty-ninth of August nine individuals remained alive. Of these six were normal in appearance. Two individuals had three eyes each. The new eye in each case was a median eye in the same transverse plane as the other two; it appeared in the old tissue far from the region where the cut had been made. In some cases the new eyes appear in the newly formed tissue (Fig. 3), and in others some of the eyes at least seem to arise by the transformation of already existing elements. The present instance gives indubitable proof that such a transformation is possible and it also shows that the stimulus can be carried through a considerable distance. In the remaining worm there was a ridge projecting dorsally and to a slight extent laterally from the place of the cut.

Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



- e. Other experiments to produce double tails.

aa. By two oblique cuts as shown in Fig. 11.

bb. By two oblique cuts as shown in Fig. 12.

The experiments were started on the twenty-fourth of July, and by the sixth of August in all cases normal single tails had been formed.

- f. Ten specimens were punctured in the side with a needle.

The puncture was made on the seventh of August. On the twenty-ninth of August seven remained alive and all were without trace of puncture and entirely normal in appearance.

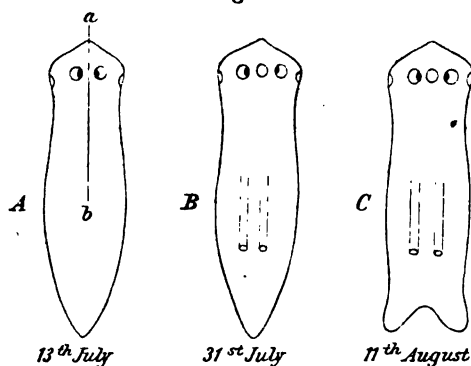
5. Experiments to produce double heads by a median longitudinal vertical cut through the anterior half of the body (Fig. 13 *A*).

In all cases the cut extended to the pharyngeal region and the pharynx was removed.

a. In specimen 'X' operated upon on the thirteenth of July the

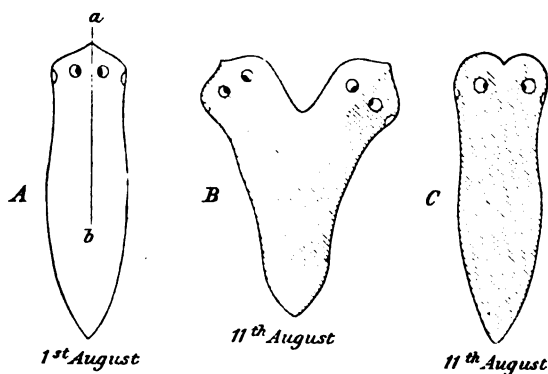
two sides of the cut became united by a narrow region of newly-formed tissue. On the thirty-first of July an eye had appeared in this new tissue between the original eyes, and on each side of the median line there was a fully-developed pharynx (Fig. 13 *B*). On the eleventh of August the posterior end of the worm was found to be forked (Fig. 13 *C*).

Fig. 13.



The formation of a third eye may be ascribed to the excessive regenerative energy often shown by this species of Planarian. Whether or not the first foundation of the pharynx in each half of the body preceded the union of the two halves I do not know; but the formation of a pharynx in each would not have been remarkable if the two halves had been separated throughout their entire length. The outgrowth, however, of the two tails seems directly referable to the double condition of the middle region. It took place comparatively long after the anterior structures were fully

Fig. 14.

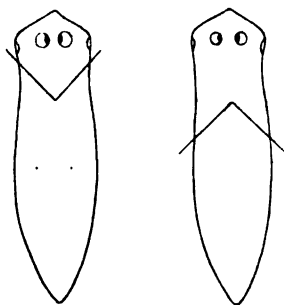


formed — far too long, as regards the rate of regeneration in this species, to be considered a direct effect of the operation.

b. A set of five worms were similarly treated (Fig. 14 *A*) on the first of August. On the eleventh of August one individual had two fully-formed heads, one-half of each being new tissue (Fig. 14 *B*). In the four other cases the two sides of the cut grew partially together, showing in greater or less degree the condition represented in Fig. 14 *C*.

c. Other experiments to produce double heads, by oblique cuts as shown in Fig. 15 *A* and *B*. The experiments were started on the twenty-fourth of July. By the sixth of August the posterior pieces had given rise in every instance to single heads.

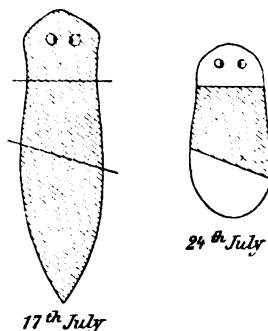
Fig. 15.



6. Experiments with middle pieces.

On the seventeenth of July the anterior and posterior ends of specimen 'S' were removed as shown in Fig. 16 *A* by transverse and oblique cuts. New tissue was formed at each end of the middle piece, and on the twenty-fourth of July eyes appeared in the new tissue at the anterior end, showing that the direction of the cuts had not influenced the orientation of the parts. This experiment several times repeated had always the same result.

Fig. 16.

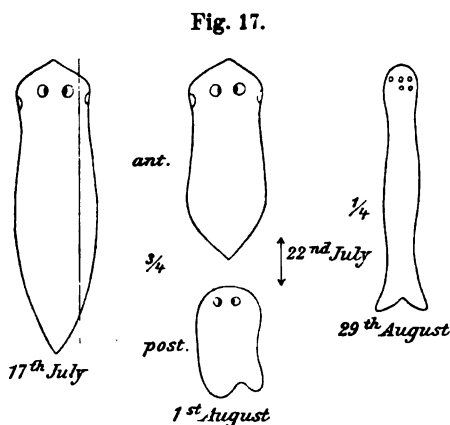


Fission.

During the course of experiment 1 I was much puzzled at an increase in the number of the posterior pieces. The experiment was begun on the nineteenth of June, and on the twenty-ninth of July there were six individuals more in the dish than there would have been if all the tail-pieces had regenerated. At this time no case among fresh-water Planarians of fission without previous preparation

was known to me. But the fact was established by the isolation of entire normal individuals and by their subsequent fission. At the same time fission occurred in some of the pieces of individuals that had been cut longitudinally into halves, two-thirds and one-third pieces, three-fourths and one-fourth pieces, etc., that were kept each one in a dish by itself.

The two-thirds longitudinal piece of >W< which had been cut on the nineteenth of June (whose one-third part was described in 3 a., Fig. 3 *A* and *B*), divided by fission on the sixth of July. The



posterior part was injured by a mosquito larva in the rain-water into which it had been put; the anterior piece regenerated its lost tail and again divided by fission on the twentieth of July.

The three-fourths longitudinal piece of >T<, cut on the seventeenth of July, divided by fission on the twenty-second of July close behind the mouth-opening.

On one side of the posterior piece near its posterior end an outgrowth of tissue appeared on the twenty-ninth of July. On the first of August this was very plainly a second tail, giving to the individual a bifid posterior region.

From the one-fourth piece of >T< which had been cut longitudinally the new half of the worm had developed by the twenty-ninth of August with a pharynx, five eye-spots and a bifid tail (Fig. 17).

The one-third longitudinal piece of >XI< cut on the seventeenth of July divided by fission¹⁾ and on the thirty-first of July the posterior of these two pieces had regenerated the missing half of its body and a new anterior end with three eyes. The width of the new tissue throughout the regenerated side of the worm just equalled that of the original one-third piece. Upon the eleventh of August the relative width of the old and new tissue was unchanged. These

¹⁾ Date not noted.

facts suggested the observation of other specimens from which the data were obtained that form the basis for the statements made above in regard to the amount of tissue regenerated under different conditions.

The middle piece of »S« (experiment 6, started on the seventeenth of July) after developing new anterior and posterior ends lost its tail by fission on the twenty-fourth of July and again on the eighth of August.

A number of entire normal individuals were isolated toward the end of July, but during the remainder of the season only three specimens divided by fission. The record of these may be found in a table below. The only case worthy of further mention is that of a worm found with a bifid tail. Isolated on the twenty-fourth of July, it divided by fission on the thirtieth of July. The anterior piece developed a single tail. The posterior piece regenerated not only an anterior part with two eyes, but also produced a posterolateral outgrowth that made a third tail.

Some attempt was made to discover whether the rate of fission of the worms was affected by different kinds of water. The individuals first isolated were kept in rain-water. In addition to these a number (forty) were isolated and put some into water from a well fed by springs and others into water from the lake from which the Planarians had been brought. The results of this experiment are shown in the table below (nos. 4 to 8 inclusive). Here, as in the other experiment with isolated normal individuals, the number of cases of fission was small compared with the number of individuals isolated. The specimens were kept until about the end of the first week in September, but no further cases of fission took place.

Table showing the interval between operation and subsequent fission, and the interval between successive fissions.

Specimen	Date of Operation	Interval	Date of First Fission	Interval	Date of Second Fission	Place of Fission
W $\frac{2}{3}$	19th June	17 days	6th July	13 days	20th July	Close behind mouth
T $\frac{3}{4}$	17th July	5 days	22nd July	—	—	
X $\frac{1}{3}$	17th July	—	?	—	—	
S middle	17th July	7 days	24th July	15 days	8th August	

Table showing fission of normal entire Planarians in rain-water, lake-water and spring-water.

Specimen	Date of Isolation	Kind of Water	Date of First Fission	Interval	Date of Second Fission	Place of Fission
1	24th July	Rain	30th July	—	—	1/3 distance bet. mouth and poster. end.
2	24th July	Rain	1st August	—	—	
3	24th July (?)	Rain	3rd August	14 days	17th Aug.	
4	17th August	Lake	21st August	—	—	
5	17th Aug. (?)	Lake	25th August	—	—	
6	18th August	Spring	20th August	—	—	
7	17th or 18th Aug.	Spring	26th August	—	—	
8	17th or 18th Aug.	Spring	28th August	—	—	

Fission seems to occur without regard to the size of the piece or, the pharynx excepted, to the region of the worm from which the piece is taken. Although many worms were examined with great care previous preparation for fission was never seen. In collecting worms from the lake not infrequently posterior pieces were found on the stones on which these animals live that had evidently been separated off only a short time before. Fission thus takes place in a state of nature as well as in captivity, and both in entire animals and in those from which part of the body has been removed.

The number of cases of fission observed and the number of individuals dividing by fission with relation to the whole number under observation are too small to serve as a basis for further generalization.

Summary of Recorded Cases of the Formation of Additional Tails.

In »X« (5 a.) the double tail followed after the formation of a third (median) eye and two pharynges.

In 4 b. two tails were produced by the failure of the two edges of the cut to grow together throughout their entire length. In addition to the new tissue regenerated by each cut surface a third tail was formed between the other two.

In »T« (3 b. and pag. 362) which had been divided longitudinally into two pieces, three-fourths and one-fourth respectively, bifid tails were formed by each piece. After fission had taken place in the three-fourths piece a second tail grew out in the posterior part. In the one-fourth piece (in which fission did not occur) the second tail developed after the lapse of forty-three days.

In a specimen found with a bifid tail a third tail developed in the posterior part after fission had occurred. The anterior half regenerated a single tail.

In an individual from whose side a triangular piece had been cut a tail grew out anteriorly.

Historical Review.

The history of experimental work on Planarians begins more than a hundred years ago. SHAW (12) writing in 1791 on »*Hirudo viridis*« says:

»I must beg permission to add the extraordinary power of reproduction which smaller species of the genus *Hirudo* are possessed of. This reproductive power is most conspicuous in *H. stagnalis*, *complanata* and *octoculata*, in which animals it almost equals that of the polype. . . . My own experiments were made in the year 1773 during which year these animals were divided in every possible direction; and the divided parts after reproducing were again subdivided and again reproduced without the failure of one single part.«

DRAPARNAULD (4) in 1800/1801 after observing spontaneous division of *Planaria subtentaculata*, found that regeneration took place also when they were artificially divided.

When the worms were cut transversely each part soon formed a new individual. »The stomach in the neck of the tail-piece quickly disappears and a new one takes its place.« When a worm was cut longitudinally into two, each half within twenty days acquired another similar half. »BONNET en parlant de l'âme des animaux, dit que lorsqu'on divise un polype c'est dans la tête que réside l'âme après la section. L'on pourrait demander aux Psychologistes dans quelle des deux moitiés de notre Planaire divisée longitudinalement se trouve l'âme après la section.«

The most extensive experimental work was carried out by DALYELL (2) and by JOHNSON (10 and 11). DALYELL's observations published in 1814 were the result of years of acquaintance with many species. Unfortunately the specific names were devised by himself and were used without much descriptive definition.

His *Planaria flexilis*, a marine form, when cut regenerated the lost parts.

The following species described by DALYELL were fresh-water forms.

In *Planaria nigra* ›innumerable sections of the body all become complete and perfect animals‹. It may ›almost be called immortal under the edge of the knife‹. Regeneration, however, seems to have been slow, as the new tissue of worms cut in January was lighter in color in the following April. *Planaria nigra* he says ›appears in its natural element with dreadful lacerations. Sometimes a large section from the neck is wanting, sometimes a semicircular wound almost divides the animal asunder, or one half of the body has been tore from the other, and still it survives the mutilation. Monstrosities sometimes occur in black Planarians and frequent distortions from casual injury. In 1808 one was found with the tail bifid; a ventral pore appeared in each portion, both of which might be considered members of the same body. . . .

Regeneration is retarded or altogether suspended by the cold of winter, promoted by the heat of summer¹⁾ and still further accelerated by augmenting the natural warmth of the air.‹

Planaria felina, a fresh-water form with tentacles, divided spontaneously at all seasons with ›no rule or limitation as to the amount separating. . . . Separation is not peculiar to the posterior extremity. Sometimes it is a minute fragment, sometimes as much as leaves the proboscis exposed, or towards a third of the body.‹

Previous preparation for division was never observed. DALYELL saw the separation taking place more than once. ›When inspecting one of these animals on a summer evening I saw the head separate from the body without any apparent struggle and crawl away. At another time a portion of the tail was detached while in the simple act of extension.‹

On November 10th 1810 a fragment separated off from the tail of each of two Planarians. The head pieces regenerated by the 22nd of November, so that their size was equal to that of ordinary Planarians. By the same date the tail pieces had each acquired a complete head, and the new individuals were very active, but were scarcely one-fifth the size of the original animals. On the 28th of November their shape was that of unamputated Planarians. The size of an animal regenerated from a small piece, DALYELL says, is always ›inconsiderable. If ever a portion thus sundered by the hand of Nature grows as large as the trunk which has lost it, I can affirm that it is not in a state of confinement.‹

¹⁾ Elsewhere in speaking of an occurrence ›in the heat of the day‹ on the 7th of August, DALYELL mentions that the mercury stood at 62° F.

DALYELL found a Planarian with two tails wide apart and between them rising up an erect structure surmounted by a head. This divided off by fission and another developed in its place and after a month it was well-shaped and entire.

Another worm with a bifid tail lost both tails by spontaneous division; each fragment then acquired a head, and the trunk developed a single tail.

It was after observing these forms that DALYELL began to experiment. On the 28th of September he made an incision in the side of three Planarians. The wound healed over in two. In the third a new head projecting from the side was recognizable on the 25th of October. The original head separated off and in its place a new (third) head developed. There was only one pharynx.

Twice afterward the same result was obtained. Incisions were made on the 30th of October 1811 and new heads developed by the 24th of the following November; in one case the new head was inclined downward in the direction of the tail.

In this same species (*P. felina*) cases were observed of protrusions from the side that were a longer time (a little more than two months in two instances) in showing what they were to be — whether heads or tails. DALYELL thought that there is perhaps a region where heads cease to develop and tails begin — hence the delay in the demonstration of the real character of the new growth.

DALYELL saw a posterior piece that regenerated two heads side by side; and he also found two monstrosities. The first of these was a Planarian with another at right angles to it and connected by a ligament to its tail, the second having probably arisen from a fragment nearly but not quite separated from the first. The second monstrosity was a Planarian with another at right angles to its tail and growing right across the tail of the first which was accordingly merged in the body of the second.

In *Planaria arethusa* DALYELL once saw three pharynges in a single animal all actively employed at the same moment. Fission occurs in this species, but apparently no portion of the proboscis is lost by the spontaneous division of the body. All parts lost by artificial section are speedily regenerated.

In *Planaria edinensis* artificial sections are long of acquiring the defective parts, and when they do vegetate they are not so well-defined. Neither head nor eyes were visible after fourteen days.

JOHNSON (10) in 1822 after observing the natural division of the Planarian into two parts experimented with worms artificially separated into two or more pieces. After division into two parts on the 8th of July regeneration took place at different rates in different species, as follows: in *P. torva* in fourteen days, in *P. brunnea* in fifteen days, in *P. cornuta* in seventeen days and in *P. lactea* in nineteen days.

After division close behind the eyes on the 30th of July, heads were regenerated by the posterior pieces: in *P. cornuta* in eleven days and in *P. lactea* in fourteen days.

In specimens divided on the 9th of August into three equal parts, the middle piece reproduced the head and tail in sixteen days.

On the 30th of July the new heads and tails of the worms used in the first experiment (8th of July) were cut off. They were reproduced in twenty-six days.

Worms divided into four, five or six pieces remained alive as a rule only a few days. If the parts were regenerating the process was extremely slow.

The Planarians that had been experimented upon were isolated and spontaneous division afterward took place.

JOHNSON (11) three years later on reading of DALYELL's successful attempt to produce an additional head repeated the experiment. From one hundred individuals of *P. cornuta* with an incision in the side only one produced a second head. Two months after the operation a piece separated from the tail of this worm, and afterward a second and again a third separation occurred.

DUGÈS (5) writing in 1828 alludes to the experimental work on Planarians of PALLAS, DRAPARNAULD and of MOQUIN. The last-mentioned he says repeated and singularly varied the experiments of DRAPARNAULD. There is, however, no reference to the place of publication of this work.

DUGÈS repeated these experiments on some of the larger species, and he found that parts of worms divided transversely or longitudinally reproduced the missing parts in from twelve to fifteen days in winter, and in from four to five days in summer¹⁾, and that when the anterior extremity was split two heads developed. An individual was found with two tails; and when these were cut off

¹⁾ This statement applies especially to *P. subtentaculata*; in *P. brunnea* and *P. lactea* the process is a little slower.

at their place of union with the trunk, the three parts developed into single individuals.

DUGÈS found that narrow strips or very small pieces did not live, but that such parts as one-eighth or one-tenth of the whole became complete animals. On one figure of a *Planaria* DUGÈS has designated by dotted lines a part that was cut off and that became a perfect worm. The new worm is, however, represented as being no larger than the piece when it was first cut out (Fig. 18).

Fig. 18.



(After. Dugès. Pl. 5. Fig. 13.)

FARADAY (7) in 1832 reviewed some further experiments by JOHNSON on Planarians. If the worms are cleft just between the eyes the two halves grow together with new tissue between in which often one or more eyes developed. If the cut be continued farther, each half regenerates the missing half and two heads result. In a specimen of this kind the two heads were cut off and others grew in their places; these were cut off and again others grew out — making in all six heads. The whole of the anterior parts were then cut off at the place of their union with the single posterior end, and a single head was developed by this posterior part.

A Planarian was cut into ten pieces and each piece formed a perfect animal.

DARWIN (3) found that when *P. Tasmaniana* was divided into many fragments each crawled in the proper direction as if furnished with a proper anterior extremity.

The account of experiments on *P. vittata* given by HARVEY (9) and cited in v. GRAFF's list of literature (8) is not accessible to me.

WYMAN (13) in 1862—63 experimented on Planarians. Their specific names, however, are not given. When a worm was cut as shown in Fig. 19, the part nearly severed at first trailed behind; but later it righted itself and the cut edges grew together and thus the individual became normal again in shape.

Fig. 19.



Experiments to produce heteromorphosis were made by VAN DUYNE (6) in July 1895. Double heads at the anterior end and double tails at the posterior end developed in consequence of a longitudinal splitting of the worm

in one or the other region. In one instance a worm with from five to six heads resulted.

The instances of heteromorphosis — the replacement of an organ by one physiologically and morphologically unlike — were as follows:

In two cases by the removal of a piece from the side by two transverse cuts connected by a longitudinal section a new head arose from the anterior edge of the wound. In one of the two cases the new head was directed backward; in the other a new tail grew out anteriorly from the posterior edge of the wound.

The third instance of heteromorphosis was the formation of two heads at the anterior end of a cut in the median line through the tail and extending nearly to the head. The new heads arose close to the anterior end of the cut in the angle made by the divergent halves of the posterior region.

The new heads in all these cases were formed by tissue near the anterior end of the worm, — in accordance, so far, with the idea of DALYELL.

CARRIÈRE (1) in his investigation of the structure of the Planarian eye studied the development of the eyes in regenerating heads. The description given by CARRIÈRE of the mode of formation of double and of accessory eyes is interesting in this connection, since these structures are of very frequent occurrence in regenerating Planarians.

When fully developed, regenerated eyes are entirely like normal eyes. In younger stages they are smaller; i. e., they consist of fewer cells. The earliest stage is like a regenerated ganglion-cell; the nucleus is enlarged and the protoplasm of the cell is partly transformed into pigment which surrounds the cell on all except the anterior side. If such cells unite about a centre with their pigment-free ends in the same direction and the nuclei are transformed into »Kolben«, a normal eye is the result. If, however, these cells group themselves around two, three or more centres, double eyes and accessory eyes arise. These accessory eyes are not reduced eyes, but their smaller size results from the smaller number of cells of which they are composed. If no centre of union is present, instead of an eye there results a diffuse pigment-spot.

19th March 1897. Bryn Mawr College, Bryn Mawr,
Pennsylvania U. S. A.

Zusammenfassung.

Planaria maculata.

1. Wird ein Individuum quer durchschnitten (Fig. 1), so regeneriren Vorder- und Hinterstück alle verlorenen Theile.

2. Wird der Wurm der Länge nach in der Medianlinie (Fig. 2) oder parallel der Medianebene auf einer Seite (Fig. 3, 17) durchschnitten, so findet Regeneration statt. Wenn weniger als die Hälfte entfernt wurde, ist der regenerirte Theil dem verlorenen Betrage äquivalent. Wird mehr als die Hälfte weggenommen, so ist der Betrag an regenerirtem Gewebe gleich demjenigen des Theiles, aus dem es hervorgeht (Fig. 3, 17).

3. Wenn ein Wurm in acht nahezu gleiche Theile zerschnitten wird, so wird in der Regel jedes Stück zu einem vollständigen Thier (Fig. 4, 5). Außer dem Pharynx kann jedes Bruchstück, das noch mit bloßem Auge sichtbar ist, ein vollständiges Ganze aus sich hervorgehen lassen (Fig. 6). Die Größe des neuen Individuums steht im Verhältnis zu der Größe des Stücks, aus dem es hervorgeht.

4. Ein Wurm kann zwei Schwänze bekommen a) anscheinend spontan (Fig. 13, 17), oder b) in Folge eines medianen Längsschnittes durch den hinteren Theil seines Körpers (Fig. 7, 8), oder c) durch das Vorwärtswachsen des Hinterendes einer seitlichen Wunde (Fig. 9). In einem Falle entwickelte sich ein zweiter Schwanz nach Bildung eines medianen (dritten) Auges und zweier Pharynxen (Fig. 13). Zweimal bildete sich ein dritter Schwanz (Fig. 8).

5. Wenn das Vorderende des Wurmes durch einen bis zur Leibesmitte sich erstreckenden Schnitt in der Medianebene gespalten wird, so kann jede Kopfhälfte ihre fehlende Hälfte regeneriren, so dass zwei Köpfe entstehen (Fig. 14).

6. Überzählige Augen treten in dem sich entwickelnden wie in dem schon gebildeten alten Gewebe auf; und in letzterem Falle können sie fern von der Wunde entstehen.

7. In Fällen, wo ein Medianschnitt vom Vorderende bis zur Mitte angelegt und der alte Pharynx entfernt wurde, entwickeln sich zuweilen zwei Pharynxen (Fig. 13).

8. Spontantheilung kommt vor sowohl wenn der Wurm in seiner natürlichen Umgebung, wie wenn er in Gefangenschaft sich befindet; an ganzen Thieren und an künstlich getrennten Stücken.

Für einen Einfluss verschiedener Wassersorten (Regen-, Brunnen-, Seewasser) auf die Art und Weise der Theilung besteht kein Beweis.

List of Literature.

1. CARRIÈRE, J., Die Augen von *Planaria polychroa* Schmidt und *Polycelis nigra* Ehrb. Archiv f. mikr. Anat. XX. Bd. 1882. pag. 160.
2. DALYELL, J. G., Observations on Some Interesting Phaenomena in Animal Physiology Exhibited by Several Species of Planariæ. Edinburgh 1814.
3. DARWIN, C., Brief Descriptions of several Terrestrial Planariæ and of some remarkable Marine Species, with an Account of their Habits. Ann. and Mag. Nat. Hist. Vol. XIV. 1844. pag. 241.

4. DRAPARNAULD, J. P. R., Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France. Montpellier 1800/1801. pag. 100—102.
 5. DUGÈS, A., Recherches sur l'Organisation et les Mœurs des Planariées. Ann. des Sc. Nat. T. XV. 1828. pag. 139.
 6. VAN DUYN, J., Über Heteromorphose bei Planarien. Archiv f. g. Phys. (PFLÜGER). LXIV. Bd. 1896. pag. 569.
 7. FARADAY, M., On the Planariæ. Edin. New Phil. Journ. Vol. XIV. 1833. pag. 183—189.
 8. v. GRAFF, L., Monographie der Turbellarien. Leipzig 1882.
 9. HARVEY, W. H., The Sea-side Book. London 1857.
 10. JOHNSON, J. R., Observations on the Genus Planaria. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1822. Part II. pag. 437—447.
 11. *ibid.*, Further Observations on Planariæ. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1825. Part II. pag. 247—256.
 12. SHAW, G., Description of the Hirudo viridis, a new English Leech. Trans. Linn. Soc. Vol. I. London 1791. pag. 93—95.
 13. WYMAN, J., An Account of Some Experiments on Planaria Showing Their Power of Repairing Injuries. Proceed. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. IX. 1862—63. Boston 1865. pag. 157.
-

Über die Bedeutung der Furchung gepresster Eier.

Von

Professor Karl Heider.

Briefliche Mittheilung an den Herausgeber.

Mit 6 Figuren im Text.

Innsbruck, den 31. März 1897.

Sehr verehrter Herr Kollege!

Bekanntlich führen O. HERTWIG und DRIESCH gegen die Annahme einer qualitativen Vertheilung des Idioplasmas während der Furchung hauptsächlich die Resultate ihrer Versuche über Furchung unter Pressung an. Die genannten Autoren geben zu, dass durch die deformirende Wirkung der Pressung die typische Vertheilung der Substanzen im Eiprotoplasma in keiner Weise beeinflusst wird. So sagt DRIESCH¹⁾: »Der Druck vermag das Plasma nur zu deformiren, aber nicht seine Beschaffenheitsdifferenzen aufzuheben.« Ähnlich spricht sich O. HERTWIG aus; und DRIESCH hat diesen Gedanken auch an anderen Orten z. B. in seiner »Analytischen Theorie« festgehalten. Dagegen soll die Vertheilung der Kernsubstanzen bei der Furchung unter Pressung eine ganz andere werden, als bei der normalen Furchung, derart, dass bei der Furchung unter Pressung eine bestimmte Partie von Kernsubstanz mit ganz anderen Plasmationen zusammenkommt, als dies normaler Weise der Fall ist. Die Kerne werden durch die Pressung an andere Punkte befördert, als sie im normalen Entwicklungsverlauf eingenommen hätten. Diese letztere Annahme scheint mir aber noch nicht bewiesen zu sein.

Nehmen wir eine polar differenzirte Zelle Fig. 1 A an, deren Kern die gleiche polare Differenzirung aufweist, welche normaler Weise durch zwei auf einander folgende Furchen (I und II) in vier Zellen zerlegt

¹⁾ Entwicklungsmechanische Studien. X. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1895. pag. 242.

wird (Fig. 1 *B* und *C*). Wenn ich nun durch Druck erzielen kann, dass die Furche *II* vor der Furche *I* auftritt, so wird die Furchung vor

Fig. 1.

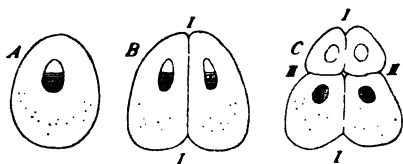
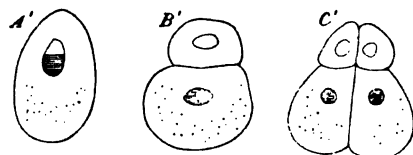


Fig. 2.

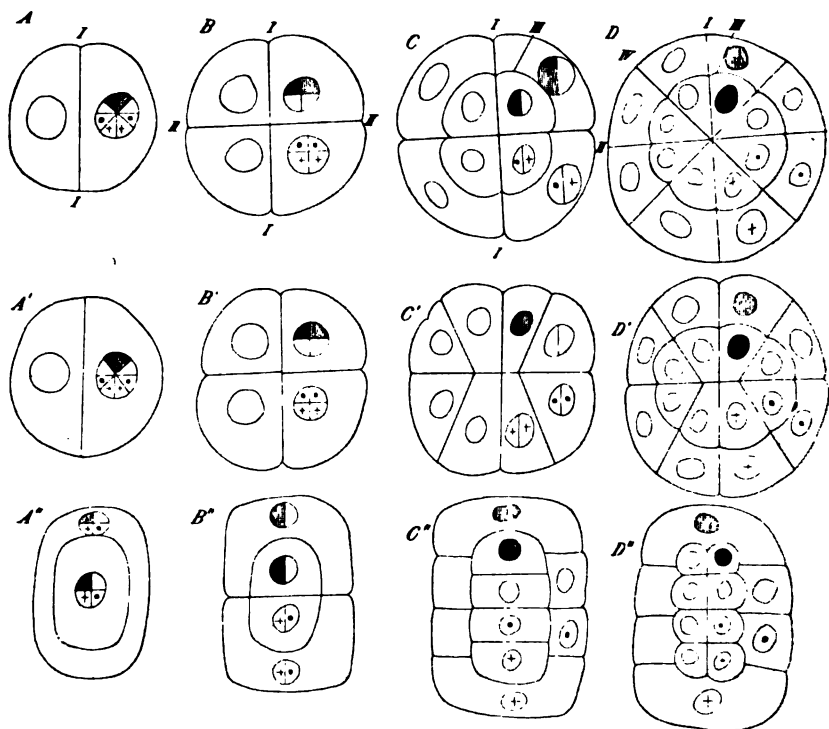


sich gehen wie in Fig. 2 *B'* und *C'*. Das Resultat ist in beiden Fällen vollkommen das gleiche. Nur der Rhythmus im Auftreten der Furchen wurde geändert. Im Übrigen erhält auch in *C'* jede Zelle genau jene Kernportion, welche sie erhalten haben würde, wäre die Furchung normal verlaufen.

Unter dem gleichen Gesichtspunkte können wir auch die Furchung unter Pressung betrachten. Nehmen wir das

Amphibienei und nehmen wir an, dass die Figuren *A*, *B*, *C*, *D* (Fig. 3) das normale Furchungsschema darstellen in der Ansicht vom animalen

Fig. 3.



Pole und dass die Zerlegung der Kernqualitäten in der Weise vor sich gehe, wie dies durch die verschiedenen Zeichen im Kern angedeutet ist. *A' B' C' D'* stellen uns die Furchung bei Pressung zwischen horizontalen Platten dar. Hier tritt in *C'* die Meridionalfurche *IV* auf. Dem entsprechend haben die Kerne andere Qualitäten zugetheilt bekommen, als in *C*. Aber diese Verschiedenheit gleicht sich bald aus, indem im Stadium *D'* die bisher gehemmte Horizontalfurche *III* auftritt, wodurch für die Vertheilung der Kernqualitäten ganz der gleiche Zustand erreicht ist, wie bei der normalen Furchung. Dasselbe lässt sich für die Furchung bei Pressung zwischen vertikalen Platten nachweisen. Hier ist die Medianfurche *I* in ihrem Auftreten sehr verspätet. Als erste Furche tritt die Horizontalfurche *III* auf (*A''*), als zweite Furche die Querfurche *II* (*B''*). Die in *C''* auftretende Furche betrachte ich als das Äquivalent der Meridionalfurche *IV*, welche durch die Einwirkung des Druckes aus ihrer schrägen Lage in eine auf die pressenden Platten senkrechte Richtung abgedrängt wurde. Erst in *D''* tritt an den Zellen der animalen Hälfte die verspätete Medianfurche *I* auf.

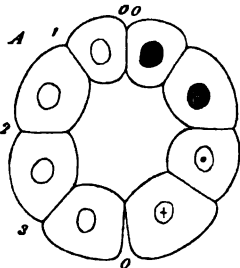
Einer derartigen Betrachtungsweise des Furchungsschemas gepresster Eier unter dem Gesichtspunkte der Anachronismen hat sich auch O. HERTWIG nicht ganz entziehen können. Er schreibt (Über den Werth der ersten Furchungszellen pag. 673): »dass die Theilungsrichtung, welche im normalen Verlauf erst im dritten Furchungsstadium vorkommt, hier schon im zweiten Stadium gewissermaßen vorweg genommen wird«.

Es lässt sich unter der Annahme solcher Anachronismen leicht einsehen, dass z. B. der Kern in der kleinen oberen Zelle von *A''* alle jene Qualitäten in sich enthalten muss, welche bei normaler Furchung in den Zellen des Zellenkranzes der animalen Hälfte oberhalb der Horizontalfurche enthalten sind und dass die weitere Sonderung in der Weise vor sich gehen muss, wie ich das in dem Schema *A''—D''* angedeutet habe. Sehr lehrreich ist ein Vergleich der Endstadien *D'* und *D''*, welche (abgesehen von der durch den Druck gesetzten Deformation und von der unvollständigen Ausbildung der Furche *I* in *D''*) genau mit dem Schema *D* übereinstimmen. Jeder Kern liegt genau in jener Portion von Zellprotoplasma, in der er auch bei normaler Furchung liegen würde.

Ganz die gleiche Vorstellungsweise lässt sich aber auch für die Echinodermeneier ungezwungen durchführen. Ich will von der Betrachtung eines 32zelligen Stadiums ausgehen und der Einfachheit

halber annehmen, die Fig. 4 *A* stelle den vertikalen Durchschnitt eines Furchungsstadiums dar, welches aus vier über einander liegenden Kreisen von je acht Zellen besteht, von denen die des obersten Kreises am animalen Pole etwas kleiner sind, als die übrigen. Wie wird dieses Stadium aussehen müssen, wenn die Furchung durch einen Druck in der Richtung der Eiachse abgeändert wird? Dann wird die Horizontalfurche 2 sehr verspätet auftreten, wie alle Furchen, welche den pressenden Platten parallel laufen und die schräg gestellten Furchen 1 und 3 werden derart abgelenkt werden, dass sie auf die pressenden

Fig. 4.



Platten senkrecht stehen. Wir kommen auf diese Weise durch Vermittlung der Fig. 5 *B* zur Fig. 5 *C*.

Die Fig. 5 *C* würden wir zu betrachten haben als den Vertikaldurchschnitt einer Zellplatte, welche aus zwei konzentrischen Kreisen von je acht Furchungskugeln besteht. Die Ringfurche, welche die beiden Cyklen sondert, entspricht den Horizontalfurchen 1 und 3 des normalen Furchungsbildes, während die Horizontalfurche 2 noch unterdrückt erscheint. Diese tritt bei Nachlass der Pressung in dem nächsten Stadium auf, dessen Vertikaldurchschnitt unserer Fig. 5 *B* entsprechen würde. Ich habe an meinen Figuren auf der rechten

Fig. 5.

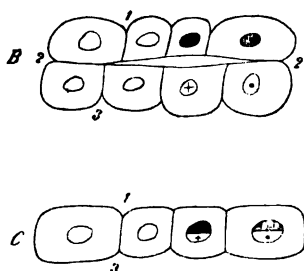
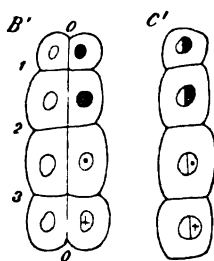


Fig. 6.



Seite angedeutet, wie man sich hier die Vertheilung der Kernqualitäten vorstellen könnte.

Nehmen wir an, der Druck hätte in der Richtung der Furche 2 eingewirkt. In diesem Falle wird die Furche 00 unterdrückt und es müssten dann die Mikromeren am Rande der Zellplatte liegen, wie dies thatsächlich in einzelnen Fällen von DRIESCH beobachtet

worden ist (vgl. Fig. 6 *B'* und *C'*). In gleicher Weise lässt sich konstruieren, in welcher Weise das Furchungsbild bei schräger Einwirkung der Pressung abgeändert wird.

Worauf ich Gewicht lege, ist nur das Faktum, dass wir keine Ursache haben anzunehmen, dass bei der Furchung unter Pressung die Kerne irgend eine Verlagerung erfahren, welche die Kernsubstanzen an andere Stellen hinbringt, als dies unter normalen Verhältnissen der Fall sein würde. Wir sind gar nicht genöthigt, eine derartige Annahme zu machen. Hierfür müssten erst specielle Beweise beigebracht werden. Die Furchung unter Pressung beweist also weder etwas für noch gegen die qualitative Kernhalbirung.

Wenn es sich beweisen ließe, dass bei der Furchung unter Pressung die Kernsubstanzen auch stets an jene Stelle hinkommen, an welche sie unter normalen Verhältnissen gerathen würden (und dieser Fall ist ja denkbar, wie aus meinen Schemen zu ersehen ist), dann würde die durch die Pressung im Eiraume angerichtete Konfusion viel geringer sein, als dies DRIESCH und O. HERTWIG annehmen. Dann würden wir sagen können, die Furchung unter Pressung unterscheidet sich von der normalen nur durch die Anachronismen im Auftreten einzelner Furchen und durch geringfügige Ablenkungen der Richtung der Furchen. Die Vertheilung der Substanzen (sowohl des Zelleibes als der Kerne) dagegen ist eine ganz gesetzmäßige und wird durch die Pressung in keiner Weise alterirt.

Ich muss allerdings gestehen, dass ich den Standpunkt von DRIESCH und HERTWIG theile, welche annehmen, dass sämtliche Kerne des Organismus bezüglich ihrer idioplastischen Potenz gleichwerthig sind. Hierfür scheinen mir die Prozesse der Heteromorphose und Regeneration zu sprechen und die Annahme besonderer Reserveidioplasmen erscheint mir überflüssig. Was ich durchführen wollte, ist nur, dass ich die Furchung unter Pressung nicht als Beweis für diese Annahme anerkennen kann. Auch scheint mir doch aus Allem hervorzugehen, dass die Furchung in bestimmten gesetzmäßigen Beziehungen zu dem sich entwickelnden Embryo steht und dass DRIESCH und O. HERTWIG diesbezüglich über das Ziel hinausgeschossen haben.

Ihr etc.

K. Helder.

Über den Vorgang der Zelleinschnürung.

Von

Dr. Friedrich Meves.

(Aus dem anatomischen Institut in Kiel.)

Mit 6 Figuren im Text.

Eingegangen am 11. Mai 1897.

In einer soeben in diesem Archiv erschienenen Abhandlung¹⁾ von L. RHUMBLER wird gegen die auch von mir vertretene Ansicht, nach welcher die Verlagerung der Centralkörper bei der Mitose auf ein Wachsthum der von ihnen ausgehenden Fasern zurückzuführen ist, eine Anzahl von Einwänden erhoben. Ein öfter wiederkehrender Einwand, dem der Verfasser offenbar besondere Bedeutung beimisst, ist der, dass die »Expansionstheorie« nicht im Stande sei, den »merkwürdigsten Vorgang bei der Zelltheilung, nämlich die Zelltrennung«, zu erklären.

Ein Versuch in dieser Richtung ist bisher allerdings nicht unternommen worden; dass man jedoch bei Annahme einer Stemmwirkung der Strahlen wenigstens das Auftreten einer äquatorialen Furche recht wohl verständlich machen kann, wünsche ich im Folgenden zunächst an Zellen des Salamanderhodens (Spermatocyten der ersten heterotypisch sich theilenden Generation, Fig. 1, 2, 4—6) aus einander zu setzen.

Nach Ablauf des Tonnenstadiums, nachdem die Zerreißung der Chromosomen im Äquator vor sich gegangen ist, findet eine Geradestreckung (DRÜNER) (Fig. 1) und ein weiteres Wachsthum der Spindelfasern statt, in Folge dessen die Centralkörper der Zellwand mehr und mehr genähert werden (Fig. 2).

Gleich nach erfolgter Trennung der Chromosomen sind die Spindelfasern noch glatt (Fig. 1). Nachdem das Stadium des Doppelsterns erreicht ist, bekommen sie ein rauhes Aussehen (Fig. 2); sie

¹⁾ L. RHUMBLER, Stammen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Dieses Archiv. Bd. IV. 1897.

sind mit Körnern und Fädchen besetzt und häufig durch Querbrücken mit einander verbunden.

Weiterhin findet man nun (Fig. 3—5), dass auf dem Dyaster-

Fig. 1.

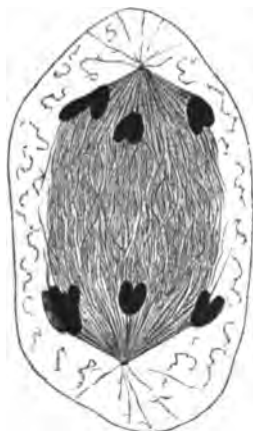
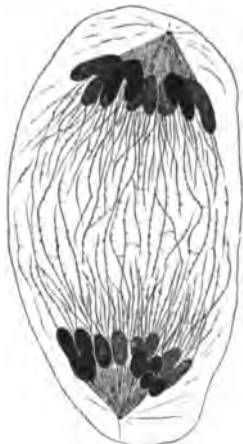


Fig. 2.



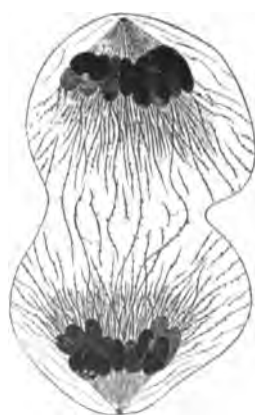
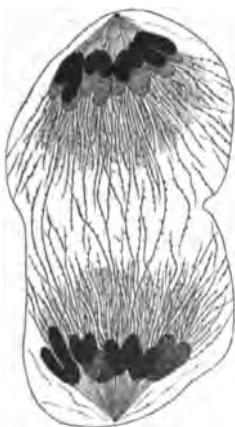
stadium die Fasern, welche von Pol zu Pol verlaufen, an Zahl abnehmen. Dagegen sieht man in immer größerer Anzahl Fasern neu auftreten, welche in radiärer Richtung von der äquatorialen Seite der

Fig. 3

Fig. 4.

Fig. 5.

kleineSpermatogonie).



Tochterkerne ausgehen. Dass sie bis an die Centralkörper herantreten, kann man zwar nicht sehen, darf es aber wohl annehmen.

Wegen ihrer Insertion an der Zellperipherie zu beiden Seiten einer äquatorialen Zone mögen diese Fasern »subäquatoriale« heißen;

sog. Polfasern, welche auf der Polseite des Tochterkerns von den Centralkörpern an die Zellperipherie herantreten, sind in den Spermatoocyten nicht regelmäßig vorhanden.

Was nun die subäquatorialen Fasern anlangt, mit denen wir uns hier näher zu beschäftigen haben, so sind sie bereits 1887 von FLEMMING¹⁾ beschrieben und als periphere Spindelfasern gedeutet worden, welche im Äquator getheilt und (schon vor der Abschnürung) in eine vom Tochterkern aus radiäre Anordnung verlagert sind (l. c. pag. 422).

Ich selbst habe in einer im vorigen Jahr erschienenen Arbeit²⁾ diesen Fasern noch nicht die erforderliche Aufmerksamkeit zugewendet und sie damals gleichfalls als periphere Spindelfasern aufgefasst, von denen ich annahm, dass sie durch das Auftreten der Einschnürungsfurche halbiert seien (l. c. pag. 51).

Dass diese letztere Auffassung nicht zutrifft, ergibt sich theils aus der Richtung (Fig. 3, 4) der Fasern (dem Winkel, welchen sie mit der Spindelachse bilden), theils daher, dass solche Fasern schon vor dem Auftreten der Schnürfurche vorhanden sein können.

Aber auch der Annahme FLEMMING's, dass es sich um periphere Spindelfasern handelt, die im Äquator getheilt und dann in eine vom Tochterkern aus radiäre Anordnung verlagert sind, vermag ich mich nicht anzuschließen. Ich stelle mir vielmehr neuerdings vor, dass Fasern der Spindel nicht nur an der Peripherie, sondern auch im Centrum derselben durch Resorption schwinden und das resorbierte Material in Gestalt jener subäquatorialen Fasern neu angelegt wird.

Mit Bezug auf diese subäquatorialen Fasern muss es nun auffallen, dass, wenn sie, wie vielfach, an einer Seite der Spindel zuerst auftreten, an dieser Seite stets auch die äquatoriale Einfaltung zuerst zu bemerken ist. Sie stehen also offenbar mit dem Auftreten der Schnürfurche in Zusammenhang, und dürfen wir wohl annehmen, dass sie es sind, welche die Entstehung derselben bewirken.

Fragen wir nun weiter, in welcher Weise sie dazu im Stande sind, so kommen zwei Möglichkeiten der Wirkungsweise in Betracht; die Strahlen könnten entweder stemmend durch »Propulsion« oder ziehend durch Verkürzung wirken.

Dass auch noch andere Strahlen »stemmen« können als die der

¹⁾ W. FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.

²⁾ FR. MEVES, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 48. 1896.

Centralspindel, deren von DRÜNER behauptete Propulsivwirkung von den meisten Autoren zugegeben wird, glaube ich durch eine größere Anzahl von Beobachtungen, die ich früher (loc. cit.) beschrieben habe, erwiesen zu haben. Den Versuch RHUMBLER's, einige dieser Befunde im Sinne einer auf die Wabentheorie der Zellsubstanz gestützten Kontraktionstheorie umzudeuten, kann ich nicht als geglückt betrachten; ich werde davon weiter unten zu sprechen haben.

Dass speciell die in Rede stehenden subäquatorialen Strahlen auf diese Weise, also stemmend und nicht ziehend, wirken, dafür scheint mir Folgendes zu sprechen. Erstens zeigen die Polkuppen bei fehlender Polstrahlung auf Stadien wie Fig. 4, 5 in den meisten Fällen eine deutlich wahrnehmbare Abflachung bez. Zuspitzung, welche sich unter der Annahme einer stemmenden Wirkung der Strahlen leicht erklärt, dadurch, dass die Zellwand über die Enden der Spindel herübergespannt wird.

Ferner: wenn die Einschnürung, wie so häufig, an einer Seite stärker ist, so sind die subäquatorialen Strahlen an dieser Seite nicht nur zahlreicher vorhanden, sondern auch länger als an der andern, an welcher die Einschnürung noch nicht so weit gediehen ist (Fig. 5). Wenn die Strahlen ziehend wirkten, müsste man, wie mir scheint, erwarten, dass die Strahlen an derjenigen Seite, an welcher die Einschnürung stärker ist, kürzer wären.

Zuweilen findet man, dass subäquatoriale Strahlen zunächst nur an der einen Seite der Spindel ausgebildet sind, an der anderen aber vollständig fehlen. In diesen Fällen ist die Spindelachse, welche vor dem Auftreten der subäquatorialen Fasern regelmäßig mit der Hauptachse der Zelle zusammenfällt, mehr oder minder stark nach derjenigen Seite verlagert, welche den Insertionsstellen der subäquatorialen Strahlen gegenüberliegt; was unter der Annahme einer ziehenden Wirkung dieser Strahlen nicht zu verstehen ist. Die Ebenen der Tochterkerne, welche vorher parallel lagen, haben sich an derjenigen Seite, an welcher die Strahlen aufgetreten sind, von einander entfernt, an der entgegengesetzten Seite aber genähert.

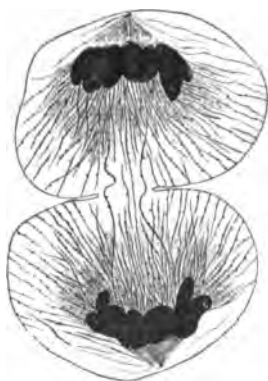
Die von mir angenommene Stemmwirkung der subäquatorialen Strahlen zugegeben, erklärt sich nun das Auftreten der äquatorialen Einschnürungsfurche folgendermaßen.

Indem die Strahlen in die Länge wachsen, wird die Zellwand an den Insertionsstellen der Strahlen vorgetrieben. Vorausgesetzt, dass das Volumen der Zelle konstant bleibt oder nicht in demselben Maß wächst, wie die Vortreibung erfolgt, muss diese letztere durch

eine Einziehung an anderer Stelle ausgeglichen werden. Es müssen Verschiebungen der flüssigen Interfilarsubstanz im Inneren eintreten. Letztere fließt in die ausgebuchteten Partien hinein von anderen Stellen der Zelle weg, an welchen eine kompensatorische Einziehung der Zellwand auftritt.

Zunächst wird die an den Polen der Zelle außerhalb der Spindel befindliche Interfilarmasse zur Ausfüllung der Vortreibungen dienen müssen, da sie von hier durch den Druck der angespannten Zellwand weggetrieben wird. Jedoch kann die auf diese Weise gewonnene Substanzmenge den Verhältnissen nach nicht groß sein, weil die Spindelfigur (Fig. 2) die Zelle ziemlich vollständig ausfüllt¹⁾.

Fig. 6.



Nachdem diese Quelle versiegt ist, wird bei weiterem Wachstum der subäquatorialen Strahlen Interfilarsubstanz aus dem Inneren der Zelle weggenommen. Dies hat dann das Auftreten einer mehr oder minder flachen, ausgerundeten, ringförmigen Einfaltung im Äquator der Zelle zur Folge (Fig. 3).

Dass diese Einziehungsfalte sich weiterhin vertieft und zuschärft, ist meines Erachtens in erster Linie ein sekundärer Vorgang, welcher darauf beruht, dass ein Wachstum der Zellwand an der Einfaltungsstelle einsetzt²⁾. Indem der Kamm der Falte immer weiter vorwächst, schiebt er sich quer durch die Zelle hindurch (Fig. 6) und bewirkt auf diese Weise schließlich die vollständige Trennung der beiden Tochterzellen³⁾.

Auf die Nothwendigkeit der Annahme eines »gesteigerten Membranwachstums« bei der Zelldurchschnürung ist neuerdings nachdrücklich von RHUMBLER hingewiesen worden. Nach RHUMBLER muss es dabei »von vorn herein als gleichgültig erscheinen, ob die Zell-

¹⁾ Das ev. Vorhandensein einer »gleichfalls »stehend« wirkenden Polstrahlung wird eine Abflachung der Polkuppen überhaupt verhindern können.

²⁾ Auch die in diesen Stadien erfolgende Annäherung der beiden Spindelpole, welche ich bereits früher beschrieben und damals (l. c. pag. 51) auf eine Kontraktion der noch restirenden Spindelfasern zurückgeführt habe, muss eine Zuschärfung der Faltung zur Folge haben.

³⁾ In den Fig. 4 und 5 ist an den Einfaltungsstellen der rechten Seite möglicherweise ein sekundäres Wachstum bereits aufgetreten.

membran allerorts gleichmäßig wächst oder ob bestimmte Theile der Membran besonders oder ausschließlich wachsen«. In Wirklichkeit hält jedoch RHUMBLER es »für äußerst wahrscheinlich, dass die sich nach innen schlagenden Einschnürungsfalten Stellen bevorzugten Wachstums darstellen«.

Zu dieser letzteren Annahme, ohne welche ich es nicht für möglich halte bei dem mir vorliegenden Objekt auszukommen, ist man um so mehr berechtigt, als Beobachtungen, welche (RHUMBLER) mit Wahrscheinlichkeit auf ein bei der Zelldurchschnürung stattfindendes Wachstum der Einfaltungsstelle bezogen werden, bereits vor Jahren von FLEMMING beschrieben worden sind.

FLEMMING bemerkte nämlich an Epithelien der Mundbodenplatte von Salamanderlarven, dass an den Einschnürungsfalten sich Substanz angehäuft findet, welche mit Hämatoxylin stark färbbar ist.

Die Zellen des Salamanderhodens, welche der obigen Darstellung zu Grunde liegen, nehmen nun aber eine Sonderstellung ein, insofern Strahlen, wie die hier beschriebenen, welche von der äquatorialen Seite der Tochterkerne ausgehen, in vielen andern Zellen, z. B. in Furchungszellen, wohl überhaupt nicht zur Ausbildung kommen. Bei diesen finden sich die Pole meistens in keiner so stark peripheren Lage und sind hier von einer mächtigen nach allen Seiten hin entwickelten Polstrahlung umgeben.

Unter diesen Verhältnissen ist es nun meines Erachtens sehr wohl denkbar, dass die sog. Polstrahlen in ähnlicher Weise wirken wie die oben in den Spermatocyten des Salamanderhodens beschriebenen subäquatorialen Strahlen; d. h. also, dass sie im Bereich der Tochterhälften eine Vortreibung der Zellwand bewirken, welche durch eine äquatoriale Einziehung kompensirt wird.

Dabei möchte ich sofort einem Einwand begegnen. Wenn man in diesen Zellen zur Zeit des Auftretens der Schnürfurche Strahlen in der äquatorialen Zone selbst, innerhalb desjenigen Bereichs der Zellwand, welcher eingestülpt wird, endigen sieht, so würde daraus noch nicht hervorgehen, dass meine Anschauung über das Zustandekommen der Schnürfurche unzutreffend sein muss. Denn diese Strahlen sind mit Bezug auf ihre Stemmkraft die am wenigsten wirksamen, da sie, in Folge der excentrischen Lage der Pole in den Tochterkugeln, unter spitzerem Winkel als alle andern auf die Zellwand drücken; für die Erzeugung einer Vorbuchtung der Zellwand aber kommt nur

die zur Zellwand senkrechte Komponente der stehenden Strahlen in Betracht¹⁾.

Im Vorstehenden glaube ich gezeigt zu haben, dass das Auftreten einer Schnürfurche entgegen der von RHUMBLER geäußerten Meinung auch ohne die Annahme kontraktile Rinden erklärt werden kann. Auch die übrigen Einwände, welche RHUMBLER (l. c. pag. 661—666) gegen die »Expansionstheorie« erhoben hat, scheinen mir nicht der Art zu sein, dass sie dieser unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg legen. Andererseits kann ich auch den Versuch RHUMBLER's (pag. 719—723) nicht als geglückt betrachten, einem Theil der von mir gegen die »Kontraktionstheorie« aufgeführten Beobachtungen ihre Beweiskraft zu nehmen.

RHUMBLER giebt von meinen Befunden zwar zu, dass die HEIDENHAIN'sche Theorie, so viel er sähe, sich mit ihnen nicht abfinden könne (l. c. pag. 716), glaubt aber, dass diese Befunde sich bei näherer Prüfung zu Gunsten einer auf die Wabenstheorie der Zellsubstanz gestützten Kontraktionstheorie, wie sie von ihm vertreten wird, deuten lassen.

Ich habe auf eine stehende Wirkung der Strahlen u. a. daraus geschlossen, dass sich die Tochterzellen in den Telophasen in der Richtung der längsten von den Centriolen ausgehenden Strahlen in die Länge strecken. RHUMBLER bezeichnet die Umformungen, welche die Zellen in diesen Stadien erleiden, als Bruchsackbildungen und meint:

Die bruchsackartige Vorbiegung der Membran kann entweder dem Anfang einer bestimmt gerichteten zur weiteren Entwicklung der Spermatiden führenden Wachstumstendenz entsprechen oder aber das Resultat von Deformationen sein, welche die Zelle durch Druck von ihrer Nachbarschaft, speciell von ihren Nachbarzellen her, erlitten hat.

»Ob das Eine oder das Andere stattgefunden, kann leider nicht konstatiert werden, weil MEVES über das weitere Schicksal der in Frage gestellten Zellen

¹⁾ Auf Grund der Stemmwirkung der Strahlen kann eine Einfaltung der Zellwand in der oben beschriebenen Weise nur unter der Bedingung zu Stande kommen, dass ein »cellulärer Überdruck«, wie ihn M. HEIDENHAIN für seine Theorie bedarf und annimmt, auf diesem Stadium der Mitose in erheblichem Maße wenigstens nicht besteht. Thatsächlich ist das Vorhandensein desselben in thierischen Zellen außer in secernirenden Drüsenzellen (Speicheldrüsen, Leber) nicht erwiesen. Bei Pflanzenzellen aber, in welchen ein solcher »Turgor« vorhanden ist, erfolgt die Zelltrennung nicht durch Einschnürung, sondern durch Substanzablagerung zwischen den Tochterzellen (Zellplattenbildung), welche übrigens auch, zuweilen von einer äquatorialen Einfaltung begleitet, bei thierischen Zellen gefunden wird.

noch keine Mittheilung gemacht hat, . . . und weil er auf der anderen Seite auch die nächste Umgebung der Bruchsackzellen nicht abgebildet hat.

Jedoch hält RHUMBLER es für »wahrscheinlicher, dass bloß Deformation durch Nachbarschaft stattgefunden hat, da nach den Mittheilungen MEVES' der centrale Hohlraum, welchen die Spermatocysten ursprünglich enthalten, in Folge des Wachsthum's der Zellen allmählich verstreicht.

Nach RHUMBLER's Meinung hat sich ein Bruchsack gebildet, welcher die Zellinhaltsmasse mit sich fortgezogen und dieselbe einer Dehnung unterworfen hat, bei welcher die Sphäre den Angelpunkt darstellte. Die Strahlen sind durch Zugwirkung entstanden und geben die Richtung der Zugwirkung an.

Was nun die erste der von RHUMBLER erwähnten Möglichkeiten anlangt, so kann sie durch Betrachtung FLEMMING'scher oder HERMANN'scher Figuren ausgeschlossen werden, welche zeigen, dass die jungen Spermatiden des Salamanders rundliche Formen haben¹⁾.

Bezüglich des zweiten Punktes ist es richtig, dass der centrale, zwischen den Cysten befindliche Hohlraum während der Wachsthum'speriode, wie ich angegeben habe, in Folge der Größenzunahme der Zellen, verstreicht. Zwischen den sich theilenden Zellen der Reifungsperiode aber finden sich häufig im Inneren der Cysten mehr oder minder große Lücken und zuweilen sogar größere Hohlräume; eine Erscheinung, die wahrscheinlich darauf beruht, dass ein Theil der Zellen degenerirt ist. Die Zellen aber, zwischen denen sich Lücken finden oder welche der Wand der Hohlräume anliegen, zeigen eben dieselben Längsstreckungen entsprechend den längsten von den Centralkörpern ausgehenden Strahlen, wie ich sie beschrieben habe; in diesen Fällen ist aber Pressung durch Nachbarzellen ausgeschlossen. Eine Pressung, welche senkrecht zur Richtung der stemmenden Strahlen auf die Zelle drückt, wird allerdings die Entstehung solcher Längsstreckungen sehr begünstigen.

Gegen eine Stemmwirkung der Strahlen scheint RHUMBLER ferner die Thatsache zu sprechen, dass die Centralkörper im Lauf der Telokinese »während der Existenz der Strahlen« sich zu theilen vermögen, wofür er sich auf meine Figuren (l. c. Taf. V, 65—68 und 81) bezieht. Ich bemerke hierzu, dass die Centralkörper bei Beginn der Verschiebung regelmäßig bereits verdoppelt sind. Die Verdoppelung findet, wie ich mit Bezug auf die heterotypische Theilung in einer Anmerkung (l. c. pag. 51) angegeben habe, meistens schon im Tonnenstadium statt.

¹⁾ Vgl. außerdem die Figuren meiner soeben in Bd. 50 des Archivs für mikroskopische Anatomie erschienenen Abhandlung »Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*«.

Folgende Beobachtung, die ich als eine vereinzelte beschrieben habe, schien mir nur unter der Annahme einer Stemmwirkung verständlich. Ich fand, dass auf dem Dyasterstadium, wo die Centalkörper dicht unter der Zellwand liegen, von dem einen Pol in der Verlängerung der Spindelachse eine starke Faser oder ein Faserbündel abging, welches die Zellmembran vor sich her getrieben und in Form eines spitz endigenden Divertikels ausgebuchtet hatte. »Falls diese Zelle«, sagt RHUMBLER, »ihre eigenartige von Strahlen erfüllte Spitze nicht gleichfalls einem Zuge oder Drucke von Nachbarzellen verdankt, was ich für wahrscheinlich halte, so kann man den in die Spitze hineinlaufenden Strahlenkomplex recht wohl, wie mir scheint, auf eine zufällig besonders gut erhaltene Zellkoppel zurückführen.«

Ich habe nun derartige Bilder, wie das hier als eine vereinzelte Beobachtung beschriebene, in letzter Zeit bei genauem Hinsehen recht häufig gefunden. Mehrere Male fand ich »Spitzen«, die in einen zwischen den Zellen befindlichen Hohlraum hineinragten; was beweist, dass sie nicht durch Druck von Nachbarzellen erzeugt sind. Zuweilen waren sie an einem Pol zu zweien oder dreien vorhanden. Dass sie mit »Zellkoppeln« nichts zu thun haben, geht daraus hervor, dass sie frei endigen und, wie ich beschrieben habe, von Zellwand umscheidet werden.

Die von der Centralspindel auf der Kernmembran verursachte Delle kann schließlich nach RHUMBLER mit Beihilfe der Wabentheorie auf folgende Ursachen zurückgeführt werden.

»Die Kernmembran hat ihre feste Beschaffenheit verloren das um die Centralspindel stark verdichtete Protoplasma hat durch diese Verdichtung und dann durch seine, dem Kern gegenüber betrachtet, sehr geringe Ausdehnung eine so hohe Oberflächenspannung, dass es das Lumen des Kerns eindrückt, der wahrscheinlich schon in Folge einer geringeren Zähigkeit des Kernsaftes, jedenfalls aber schon allein durch sein größeres Volumen, eine weit geringere Oberflächenspannung besitzen muss.«

Zugegeben, dass auf die von RHUMBLER versuchte Weise die Dellenbildung verständlich gemacht werden könnte, so bleiben doch noch die Erscheinungen, welche der Dellenbildung unmittelbar vorhergehen, die Wanderung der Centrankörper gegen das Centrum der Zelle unter gleichzeitiger Verlängerung der von ihnen ausgehenden Strahlen und die Dislocirung des Kerns an die den Insertionsstellen der Radien gegenüberliegende Seite der Zellwand der Erklärung bedürftig.

Kiel, Anfang Mai 1897.

Bemerkungen zu O. Schultze's neuen Rotationsversuchen an Froscheiern.

Von

W. Roux.

In der Sitzung der Physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg am 13. Mai d. J. berichtet O. SCHULTZE (nach einem mir freundlichst übersandten Separatabdruck) über neue von ihm angestellte Versuche an Froscheiern, in denen er neuerdings »die Nothwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies« nachgewiesen zu haben glaubt.

Er bezeichnet dabei zunächst meine Versuche vom Jahre 1883 als »durchaus unzureichend«, da er mit Hilfe eines neu von ihm konstruirten Klinostaten nachgewiesen habe: »dass, so lange das Ei in den Hüllen auch nur noch eine minimale Beweglichkeit besitzt, stets ein richtender Einfluss der Schwerkraft auf das deutlichste nachweisbar ist. Er sagt: »Bei der von ROUX angewandten Umlaufszeit des in seinen Hüllen drehbaren Eies von circa zwei Minuten korrigirt das Ei die durch die Rotation an dem Klinostaten erstrebte Stellungenänderung seiner Achse durch eine bei jeder Rotation einmalige Achsenumdrehung in den Hüllen um eine zur Rotationsebene vertikale Achse, nachdem die Eiachse sich in die Rotationsebene eingestellt hat. Die Achsendrehung des Eies ist der Drehung der Rotationsebene entgegengesetzt gerichtet. So entwickeln sich die Eier unter fortwährend richtender Wirkung der Schwerkraft normal.«

Dazu ist zu bemerken:

Wenn die Angabe SCHULTZE's, dass meine Froscheier in Folge der Wirkung der Schwerkraft die Drehung des Apparates durch entgegengesetzt gerichtete Drehung um eine wagrechte Achse ausgeglichen hätten, richtig wäre, dann würden beim Anhalten des Apparates nach einer Anzahl von Umdrehungen alle Froscheier bei der Besichtigung ihren schwarzen Pol nach oben gewendet dargeboten haben. Statt dessen berichtete ich¹⁾ und habe dies auch auf der Anatomenversammlung zu Straßburg aufs Neue betont, dass die dunklen Hemisphären (also auch die Achsen) der je 10—18 Eier eines Kästchens nach verschiedenen Seiten gerichtet waren. Dies ist ein Beweis, dass weder die Centrifugalkraft noch die Schwerkraft eine genügend starke Wirkung auf die Eier ausübten, um sie der Richtung einer dieser Kräfte entsprechend einstellen zu können.

SCHULTZE hatte in Straßburg berichtet, dass nach seiner Nachprüfung bei der von mir angegebenen Versuchsanordnung die Centrifugalkraft doch noch deutlich einstellend auf die Eiachsen wirke. Diese Angabe SCHULTZE's beruhte jedoch auf einer nicht richtigen Annahme über meine Versuchsanordnung. Da sich die von mir zuerst erprobte maximale Geschwindigkeit von 84 Umdrehungen in der Minute als zu groß erwiesen hatte, fügte ich ein zweites Rad an, das bloß $\frac{1}{6}$ der Umdrehungen des ersteren Rades ausführte. Danach glaubte SCHULTZE annehmen zu müssen, meine Eier wären in der Minute 14 mal umgedreht worden. Das war auch bei einem Versuche der Fall. Da sich indess dabei zeigte, dass die Centrifugalkraft noch einstellend wirkte, so drehte ich zur Verlangsamung den Wasserhahn (natürlich so weit zu, bis der oben

¹⁾ Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. pag. 267.

erwähnte Effekt der verschiedenen Richtung der Eiaachsen eintrat; so wurde eine passende Öffnungsweite gewonnen, die dann während der ganzen Versuchsdauer beibehalten wurde. Leider habe ich damals die dabei vorhandene Umdrehungsgeschwindigkeit nicht notirt, so dass ich darüber keine bestimmten Angaben machen kann. Auf SCHULTZE's Einwand, dass ich mit 14 Umdrehungen in der Minute gearbeitet habe, bezeichnete ich dies als unzutreffend und sagte, dass ich durch dieses Zudrehen des Hahnes eine viel langsamere Umdrehung von etwa 1—2 Minuten erreicht und angewandt habe. Ob diese letztere, elf Jahre nach den Versuchen gemachte Zeitangabe ganz richtig war, oder ob etwa $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{4}$ Minute pro Umdrehung richtiger gewesen wäre, vermag ich nicht zu sagen. Für die Hauptsache dagegen, für den Effekt, dass die dunklen Hemisphären nach verschiedenen Seiten gewendet waren, stehe ich ein. Daran hätte sich O. SCHULTZE bei seinen Nachversuchen halten müssen; statt diesen Effekt nachzunehmen, verwendete S. eine Umlaufzeit von circa 2 Minuten.

Dieser Effekt findet bei jener Kombination von Umdrehungsgeschwindigkeit des Rades und Größe des Abstandes der Eier von der Radachse statt, bei welcher die immer in derselben Richtung auf das Ei wirkende Centrifugalkraft und die in Folge der Umdrehung in fortwährend wechselnder Richtung auf das Ei wirkende Schwerkraft entweder sich annähernd das Gleichgewicht halten, oder wobei wenigstens die Wirkung keiner von beiden Kräften so stark die Wirkung der anderen Kraft übertrifft, dass weder die Schwerkraft den Widerstand für die Umdrehung des Eies innerhalb seiner Gallerthülle »während der Dauer einer Radumdrehung« »vollkommen« zu überwinden vermag, noch die Centrifugalkraft diese Drehungswirkung der Schwerkraft ganz überwindet. Übrigens ist dieser Widerstand für die innerhalb der Eihülle stattfindende Drehung des Eies ein sehr verschiedener, je nachdem diese Hülle wenig oder stark durchfeuchtet ist, und je nachdem daher wenig oder viel »Eiwasser« zwischen Ei und innerer Oberfläche der Hülle sich findet. Kehrt man einige stehende Glasschalen mit auf dem Boden derselben haftenden Eiern nach entsprechend verschiedener Behandlung der Eier im Wasserzusatz um, so sieht man danach, dass diese Eier sehr verschieden rasch ihre dunklen Hemisphären wieder nach oben drehen.

Die vorstehenden Angaben von mir beziehen sich auf innerhalb von Drahtsäckchen in Watte liegende, also auf mit ihrer Gallerthülle außen fixirte Eier.

Außerdem hatte ich aber auch Eier (loco cit. pag. 272) lose in einem 6 cm langen, bloß zur Hälfte mit Wasser gefüllten Reagensglas an der langsamen Welle rotiren lassen, wobei sie fortwährend hin und her rutschten und sich überschlugen und auch seitliche Drehungen ausführten. »Auch diese »Überschlagseier« entwickelten sich normal, und die Furchungsachse derselben fiel mit der Eiachse zusammen.« Dieser für sich allein beweisende Versuch ist von O. SCHULTZE gleichfalls nicht berücksichtigt worden.

Ich halte beide Versuche für einwandfrei und halte daher auch meine Auffassung, dass die ordnende Wirkung der Schwerkraft zur Entwicklung des Froscheies »nicht nöthig« ist, aufrecht.

Außerdem habe ich durch andere, gleichfalls von O. SCHULTZE nicht berücksichtigte Versuche direkt nachgewiesen (loco cit. Bd. II. pag. 291—298; dass im befruchteten Froschei Kräfte thätig sind, welche stattgefundenen, nicht zu starke Umordnungen des Dotters wieder aufheben, welche die normale Anordnung sogar entgegen der Wirkung der Schwerkraft wieder herstellen können, wodurch eine direkte Selbstordnungsfähigkeit des Dotters erwiesen ist. Diese ist ja auch schon aus der Bildung der Eier mit einseitig angehäuften Nahrungsdotter abzuleiten.

Studien über das Regulationsvermögen der Organismen.

1. Von den regulativen Wachstums- und Differenzierungs- fähigkeiten der Tubularia.

Von

Hans Driesch.

Mit 14 Figuren im Text.

Eingegangen am 13. Mai 1897.

Ein Leser, der meiner Denkweise in biologischen Dingen fern steht, wird im Inhalte dieser Studie und solcher, die ihr folgen sollen, vielleicht eine zusammenhanglose Aufzählung unverdaulicher Kuriositäten erblicken. Ich kann ihm nicht helfen; sein Urtheil wird nicht im Stande sein, mich von dem festen Vorsatze abzubringen, in dieser Serie von Untersuchungen nicht generell zu theoretisiren, sondern Alles, was ich wohl allgemein zu sagen hätte, auf spätere Zeit zu vertagen und auf andere Gelegenheit. Freilich wird es, so weiß ich, auch einige wenige Leser geben, denen das, was ich vorzubringen habe, kein Raritätenmuseum sein wird, und für sie sollte ich vielleicht mich weitergehend über das, was mir aus meinen Befunden zu folgen scheint, aussprechen, um so ihren Gedanken vielleicht entgegenzukommen. Aber auch diese hoffnungsreichere und freudigere Aussicht wird mich an diesem Orte nicht dazu veranlassen, schon allein desswegen nicht, weil, um gründlich zu sagen was zu sagen wäre, Begriffe und Probleme heranzuziehen und zu diskutieren wären, welche nicht in eine in engerem Sinne positiv naturwissenschaftliche Zeitschrift gehören.

So habe ich denn an Stelle langer Diskussion dem Leser nur eine Bitte auszusprechen, nämlich diese, dass er mir glauben möge, dass für mich auch dort ein Zusammenhang, ja sogar ein enger

Zusammenhang zwischen den geschilderten Fakten besteht, wo er ihn vielleicht nicht erblickt.

Einige, das hoffe ich, werden ihn erblicken, und sie werden auch ahnen, warum mir gerade daran liegt, nicht nur einfach-regulative Prozesse, sondern auch deren Störungen mit ihren Folgen und die Veränderbarkeit der Reaktionsfähigkeit organischer Körper durch vorangegangene Reize und Reizeffekte zu studiren. Sie werden es auch billigen, wenn in allem Folgenden die Entwicklungsphysiologie nicht als letzter Zweck, sondern als Glied der allgemeinen Physiologie d. h. der allgemeinen Lehre vom Leben erscheint.

1. Von den regulativen Wachstums- und Differenzierungsfähigkeiten der Tubularia.

Durch LOEB, E. BICKFORD und mich haben wir einige Kenntnisse von Wachstumsregulationen der Tubularia erhalten. LOEB fand, dass kopflose Stammstücke derselben nicht nur am oralen, sondern auch am basalen Ende einen neuen Kopf bilden können, wenn dasselbe frei vom Seewasser umspült wird; seine Schülerin E. BICKFORD erweiterte seine Befunde durch die Ermittlung, dass die Neubildung des Kopfes nicht durch echt-regenerative Sprossung von der Wundfläche aus geschieht, sondern dass sich innerhalb des Perisarc durch Umdifferenzierung der Stammgewebe die Neuanlage bildet, um darauf durch Streckung des hinter ihr gelegenen Stammtheiles herausbefördert zu werden, ein Vorgang, den ich, um ihm ein besonderes Wort zuzuthemen, als Reparation bezeichnete. Dieselbe Autorin fand auch, dass noch sehr kleine Stammtheile Hydranthen bilden können, oft sogar beiderseits, hat aber eine nähere Analyse dieser Bildungen unterlassen.

Ich konnte die Ermittlungen von E. BICKFORD über die Bildung der Neuanlagen im Perisarc durch die Ermittlung erweitern, dass die Tentakeln des neuen Hydranthen nicht etwa »ausgestülpt«, sondern als Längswülste angelegt und dann der Länge nach vom Mutterboden abgeschnürt werden. Ferner konstatierte ich, dass eine schiefe Schnittfläche auch eine schiefe Anlage der angelegten Tentakelkränze und damit eine geneigte Lage des reparierten Hydranthen zur Folge habe, und war endlich in der Lage festzustellen, dass der neugebildete Kopf schon gleich nach seinem Austritt Genitalien besitzt, falls dem abgeschnittenen solche zugekommen waren.

An die hier geschilderten früheren Ermittlungen an *Tubularia* knüpfen meine neuen Untersuchungen zum Theil an. Alle hier zu schildernden Beobachtungen sind an lebendem Material gemacht worden, bieten daher auch nur so viel, wie sich ohne Anwendung der Schnittmethode sehen lässt.

I. Reparationsvorgänge an theilweise längsgespaltenen Stammstücken.

Stämme wurden ihres Kopfes beraubt und vom Wurzelgeflechte abgeschnitten, sie waren nach diesen Operationen 1—2 cm lang. An einem Ende wurden sie dann mit einer feinen Schere längsgespalten und zwar auf eine Strecke hin, welche größer war, als der von der Reparationszone im Inneren des Perisarc durchschnitten eingenommene Raum. Wie sonst die Querschnitte, so schlossen sich auch hier die Längswunden sehr schnell, Vorgänge, die jedoch nicht näher studirt wurden. Es lag mir bei diesen Versuchen vielmehr nur daran festzustellen, ob der operirte Stamm an seinem gespaltenen Ende zwei als ganz zu bezeichnende Hydranthen produciren würde oder nicht, und wenn so, ob dann die Zahl der Tentakeln der im Übrigen ganz zu nennenden Hydranthen etwa nur die Hälfte derjenigen Tentakelzahl sein würde, welche der eine Hydranth des anderen ungespaltenen Endes besäße.

Hier Einiges über die Zahl der Tentakeln der stets der Form nach als ganz zu bezeichnenden Reparationshydranthen:

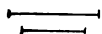
Zahl der großen Tentakeln ¹⁾ des Kopfes am ungespaltenen Stammende	Zahl der großen Tentakeln der beiden Köpfe am längs- gespaltenen Stammende
25 (Hälfte ca. 12)	20 und 23
21 (Hälfte ca. 10)	je 20
20 (Hälfte 10)	je 20
23 (Hälfte ca. 11)	je 19

Die von Spaltstammenden producirtten Köpfe können also dieselbe Tentakelzahl besitzen, wie sie den vom ganzen Stamm producirtten Hydranthen zukommt; besitzen sie weniger, so doch jedenfalls weit mehr als die Hälfte. Die für ein Individuum charakteristische

¹⁾ *Tubularia* besitzt einen proximalen großen und einen distalen kleinen am sogenannten Rüssel sitzenden Tentakelkranz; zwischen beiden liegen die Genitalien.

Tentakelzahl scheint also eine ziemlich feste und fest-gesicherte Größe zu sein, ohne Rücksicht auf die Dicke des zur Verfügung stehenden Stammes; wie Fig. 1 zeigt, und sich ja auch erwarten ließ, ist die Dicke der geheilten längsgespaltenden Stammenden erheblich geringer als die ihrer ungespaltenen Gegenenden.

Fig. 1.



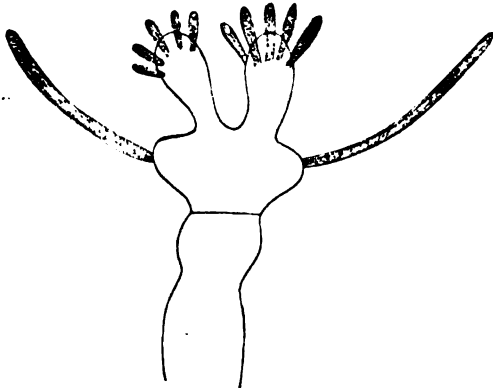
Durchmesser eines Stammes an seinem intakt belassenen und an seinem gespaltenen Ende nach Schluss der Längswunden. Obwohl der Durchmesser des Spaltendes wesentlich kleiner ist als der des intakten, weisen doch die beiden Hydranthen jenes die gleiche Tentakelzahl wie der eine Hydranth dieses auf.

Dem Habitus nach sind die an den Spaltenden reparierten Hydranthen, wie schon bemerkt, als ganz zu bezeichnen; nur manchmal sind bei ihnen die großen Tentakeln an der (in Hinsicht auf das Stammganze) medianen Seite unmittelbar nach dem Auskriechen um etwa ein Drittel kürzer als die

übrigen, eine Differenz, die sich bald ausgleicht.

Ging die Spaltung des einen Stammendes nicht so weit wie das

Fig. 2.

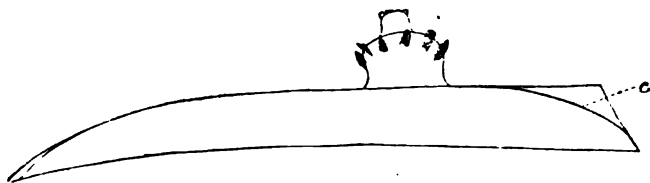


Hydranth mit zwei Rüsseln, gebildet am schwach gespaltenen Ende eines Stammes.

Reparationsareal, so kann ein Polyp mit zwei Rüsseln nebst zugehörigen distalen Tentakelkränzen resultieren, wie Fig. 2 zeigt; ein solcher wurde jedoch nur einmal erhalten, übrigens dieser Bildung keine besondere Absicht gewidmet.

Zweimal wurde es beobachtet, dass das Spaltende eines Stammes seinen Hydranthen nicht nach dem gewöhnlichen Reparationsschema bildete, sondern auf seiner perisarcfreien Fläche nach Art einer Knospe (Fig. 3).

Fig. 3.



Knospenartige Neubildung auf der freien Cönosarcfläche (c) eines längsgespaltenden Stammstückchens.

Das Hauptresultat dieses ersten Abschnittes meiner Studie gestattet eine wichtige Folgerung in einer speciellen Frage zu ziehen. Solches soll jedoch hier unterbleiben; in einer späteren besonderen Arbeit wird diese Frage auf Grund eines mannigfachen, theils schon in meinen früheren Schriften mitgetheilten Materials von mir diskutiert werden.

II. Über die Beschleunigung der Reparation am aborale Stammpole durch ihren einmaligen Verlauf.

Allgemein hatte ich mir folgende Frage vorgelegt:

Wo finden sich im Bereiche der Wachstums- und der im engeren Sinne vegetativ-physiologischen Prozesse solche Regulationsvorgänge, welche anders ablaufen, nachdem sie einmal abgelaufen waren, indem sie entweder das zweite Mal »besser« geschehen, oder indem bei ihnen die Specificität der zweiten Reaktion vom Schicksal des Resultates der ersten abhängt.

Dass die Bewegungsreaktionen der höheren Wirbelthiere in die erste Kategorie solcher Erscheinungen gehören, wissen wir Alle. —

Ich habe schon vor längerer Zeit einen Versuch in dieser Sache gemacht, der zwar nur in einer Hinsicht ein positives Resultat ergab, aber doch als Illustration meiner allgemeinen Fragestellung hier kurz mitgetheilt sei:

Wenn man einen Stamm von *Antennularia* derart festlegt, dass sein basales Ende frei im Wasser endet, so bilden sich von ihm aus eine große Zahl von Stolonen, schneidet man dann dieses Ende mit-samt den von ihm producirt Stolonen ab, so werden von der neuen Wundfläche zwar auch meist noch einige Stolonen, aber stets auch ein oder mehrere dünne, weniggrünliche Stämmchen, welche, wie schon LOEB zeigte, negativ geotropisch sind, producirt. Schneidet man wiederum das Ende mit seinen Bildungen fort, so erscheinen nur noch selten ein oder wenige Stolonen, meist kommen zwei oder drei recht kräftige Sprosse hervor, und nach nochmaliger Operation besteht die (vierte) Neubildung ausnahmslos in einem oder zwei kräftigen Sprossen.

Hier ist also ein regulativer Wachsthumsvorgang mit Wiederholung seines Verlaufs verändert und wir können wohl sagen verbessert worden; denn die Sprosse der *Antennularia* sind an sich lebensfähige Gebilde, während die Stolonen, falls sie nicht mit einem

festen Körper in Berührung kommen, ein kümmerliches Dasein fristen und bald eingehen. Ist jenes zwar der Fall, so wachsen sie, wie LOEB zeigte, kräftig fort und geben durch seitliche Knospung neuen Sprossen den Ursprung. Jedenfalls ist aber bei der Produktion von Stolonen die Integrität des Speciescharakters an diese Bedingung geknüpft, bei der unmittelbaren Produktion von Sprossen nicht, und deshalb darf letztere im Vergleich zu ersterer als »besser« bezeichnet werden.

Ich legte mir des Weiteren die Frage vor, ob auch wohl dann im Laufe successiver Operationen und Neubildungen die Stolobildung durch Sprossbildung ersetzt werden würde, wenn man den erstgebildeten Stolonen Gelegenheit zu ergiebigem Wachsen darböte; ich ließ sie also etwa eine Woche lang an Glasplatten wachsend herumkriechen und schnitt erst dann das sie tragende Stammende ab: die neue Wunde verhielt sich nicht anders, als wenn diese Komplikation des Versuches unterblieben wäre; ausnahmslos wurden mindestens ein oder zwei Sprosse von ihr producirt.

Wenn wir also bei *Antennularia* auch nicht konstatiren konnten, dass die Specificität der zweiten Wachstumsreaktion auf denselben Reiz vom Schicksal der ersten Reaktionsbildung abgehangen hätte, so konnten wir doch immerhin eine Veränderung und zwar Verbesserung der Regulativbildung im Laufe wiederholter Reaktionsauslösungen auffinden.

Eine Beobachtung, welche dem soeben Geschilderten zwar nicht unmittelbar ähnlich ist, aber doch Berührungspunkte mit ihm bietet, konnte ich nun auch an *Tubularia* machen. Ich hatte bemerkt, dass die Hydranthenbildung am aboralen Ende von Stammstücken stets mehrere Tage nach derjenigen am oralen Ende eintrat. Wird etwa, so fragte ich mich, der Verlauf der Reparation am aboralen Ende beschleunigt, wenn daselbst schon einmal ein Hydranth reparirt ward? Der Erfolg zeigte, dass ich sachgemäß gefragt hatte.

Mein Versuchsverfahren war folgendes:

Tubulariastämme, denen ihr Kopf belassen war, wurden mit freientender basaler Wundfläche in Schalen gelegt; jeder Stamm erhielt sein Protokoll. Solche Objekte, deren oraler Kopf vor Bildung des ersten aboralen Hydranthen abfiel, wurden entfernt, da sie wegen der hierdurch ausgelösten neuen oralen Reparation das Resultat in für meine Absicht günstiger Weise getrübt hätten (Theil III); fiel der orale Kopf später ab, so wurden die Objekte zwar als verdächtig

bezeichnet, aber belassen, da sie das Resultat nur in einer für meine Intentionen ungünstigen Weise hätten beeinflussen können. Sowie ich den reparierten aboralen Kopf zu Gesicht bekam, ward er abgeschnitten und die Zeit dieser Operation notirt. Wegen der Unterbrechung der Beobachtungen durch die Nacht liegt hier eine gewisse Ungenauigkeit im Versuche vor, denn ein Kopf, den ich abtrennte, mochte wohl an 10 oder 12 Stunden alt sein; man wird aber sehen, dass das Resultat der Versuche ein so frappantes ist, dass diese Fehlerquelle nur seine Quantität, nicht seine Qualität beeinflussen konnte.

Von fünf Versuchsreihen, theilweise mit 20 Objekten angestellt, theile ich hier nun das Protokoll einer mit, zugleich bemerkend, dass alle identische Ergebnisse lieferten.

Versuch angesetzt 2. IV. 3 p. m.

Nr. des Objekts	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Erster aboraler Kopf vorhanden und abgeschnitten:	6. IV. 8 a.	7. IV. 8 1/2 a.	7. IV. 3 3/4 p.	8. IV. 9 1/4 a.	8. IV. 9 1/4 a.	8. IV. 9 1/4 a.	8. IV. 9 1/4 a.	8. IV. 9 1/4 a.	8. IV. 9 1/4 a.	8. IV. 10 3/4 a.	8. IV. 10 3/4 a.	8. IV. 3 3/4 p.	8. IV. 3 3/4 p.
Zweiter aboraler Kopf vorhanden:	10. IV. 8 a.	11. IV. 7 1/2 a.	1) 1)	11. IV. 7 1/2 a.	11. IV. 7 1/2 a.	11. IV. 9 1/2 a.	11. IV. 8 p.	11. IV. 8 p.	11. IV. 8 p.	10. IV. 4 p.	11. IV. 7 1/2 a.	11. IV. 8 p.	11. IV. 8 p.

Bei allen Objekten mit Ausnahme von 1 und 3 ist das Intervall zwischen erster und zweiter aboraler Neubildung geringer als das zwischen erster aboraler Operation und erster aboraler Reparation. Meist betrug das erstgenannte Intervall etwa 3, das letztgenannte etwa 5 1/2 Tage; die Bildungsdauer des aboralen Hydranthen wurde also durch den einmaligen Verlauf dieser Bildung um etwa 2 1/2 Tag beschleunigt.

Einige Versuche zeigten, dass sich bei ungefähr gleichbleibender Temperatur (ca. 15° C.) das Intervall zwischen zwei Neubildungen am aboralen Ende nicht noch mehr kürzen ließ; aber der Umstand, dass etwa 2—3 Tage bei genannter Temperatur auch die Reparationsdauer oraler Hydranthen darstellten, lässt dieses Resultat als völlig verständlich erscheinen.

1) Hat den oralen Kopf verloren und am 11. IV. 8 p. einen neuen oralen gebildet; stirbt, ohne etwas Neues aboral gebildet zu haben.

III. Über die Abhängigkeit der Reparationsdauer am aboralen Ende des Stammes von oralen Reparativbildungen.

Im vorigen Theile ward bereits beiläufig erwähnt, dass die Reparation von Hydranthen am aboralen Ende von Stammstücken durch den Verlauf gleichzeitiger oraler Reparationen verzögert werden könne: dieser Umstand war für uns der Grund, bei unserer Versuchsserie II alle diejenigen Objekte auszumerzen, welche während der Versuchsdauer ihren oralen Kopf verloren hatten. Diesen Verhältnissen wollen wir nunmehr weiter nachgehen.

Wir legen uns die Frage vor: Zeigen Stammtheile von Tubularia eine Verschiedenheit in der Dauer ihres Reparationsverlaufs am aboralen Ende, je nachdem sie auch zu oralen Reparationen gleichzeitig gezwungen werden oder nicht?

Selbstredend wurden Individuen derselben Kolonie zu diesem Versuche verwandt und wurden in ein und demselben Gefäße beobachtet. Um die aufgestellte Frage möglichst umfassend zu prüfen, ging ich so vor, dass ich einem Drittel der Versuchsobjekte den Kopf beließ, dem zweiten Drittel wurde der Kopf abgeschnitten, es besaß also zwei Wundflächen, dem dritten endlich wurde der Kopf ebenfalls genommen, dann aber seine orale Wundfläche mit heißem Kolophoniumwachs verklebt.

Um dem Leser ein eigenes Urtheil zu ermöglichen, folge nun das Protokoll einer meiner Versuchsreihen:

Angesetzt 10. III. 10 a. m.

Zeit der Bildung aboraler Hydranthen	Kopf gelassen (10 Exemplare)	Kopf ab, verklebt (10 Exemplare)	Kopf ab, nicht verklebt (10 Exemplare)
Es sind aborale Hydranthen aufgetreten:			
14. III. 9 $\frac{1}{2}$ a.	4 Exemplare	6 Exemplare	0
15. III. 9 a.	— neues, also i. G. 4	3 neue, also i. G. 9	0
5 p.	2 neue, „ „ 6	— neues, „ „ 9	0
16. III. 9 a.	1 neues, „ „ 7	— „ „ „ 9	0
17. III. 9 a.	— „ „ „ 7	1 „ „ „ 10	1 Exemplar
		d. h. sämmtliche	
3 $\frac{1}{2}$ p.	1 „ „ „ 8	—	1 Exemplar
18. III. 7 $\frac{1}{2}$ a.	1 „ „ „ 9 $\frac{1}{2}$	—	1 neues, also i. G. 2
	d. h. sämmtliche		
9 p.	—	—	4 neue, „ „ 6
19. III. 9 $\frac{1}{2}$ a.	—	—	1 neues, „ „ 7
20. III. 8 a.	—	—	1 „ „ „ 8
22. III. 9 a.	—	—	1 „ „ „ 9

¹⁾ Das eine Exemplar dieser Kategorie, welches noch keinen aboralen Kopf besaß, hatte den oralen Kopf abgeworfen und einen neuen oralen sich gebildet, es bleibt daher außer Betracht.

Am lehrreichsten an diesem Protokoll ist der Vergleich zwischen den Kategorien II und III. Kategorie II weist schon neun aborale Hydranthen auf, zwei Tage bevor die Exemplare der dritten Abtheilung, welche ja auch neue orale Köpfe bilden müssen, auch nur einen zeigen. Die erste Kategorie ist der dritten zwar auch weit voraus, aber doch gegen die zweite zurück; das war in allen Versuchsreihen so.

Was folgt nun unmittelbar aus diesen Versuchen? Gehen wir aus von den Daten der Kategorie I, so sehen wir durch Vergleich mit denen der dritten, dass die Nothwendigkeit oraler Neubildung solche am aboralen Ende verzögert. Ein Vergleich zwischen I und II scheint andererseits darauf hinzuweisen, dass die Nichtexistenz oraler Hydranthen verbunden mit der Unmöglichkeit solche zu repariren, aborale Bildungen beschleunigt, ein Verhältnis, welches in einer anderen Versuchsreihe noch besser, als in der mitgetheilten zum Ausdruck kam¹⁾.

Was der tiefere Grund dieser Verzögerung und Beschleunigung sein mag, darüber können wir nur vage Vermuthungen äußern. Wenn man (etwa im Sinne von SACHS und LOEB) an das Vorhandensein eines bestimmten zur Hydranthenbildung nöthigen Materials denken wollte, so könnten vielleicht Beide etwas verständlicher werden. Man müsste dann annehmen, dass dieses Material zwar immer vom Stamme in geringer Menge producirt, und dem normalen oralen Hydranthen (etwa zum Ersatze des im Stoffwechsel verbrauchten Materials) zugeführt werde, dass es aber nach Auslösung von Reparationen in bedeutend gesteigertem Quantum producirt werde. Die Annahme der stetigen Producirung und Inanspruchnahme wäre wegen der Beschleunigung der aboralen Reparation nach Entnahme des oralen Hydranthen (in Verbindung mit Verhinderung oraler Neubildung) nothwendig, denn diese Beschleunigung (gegenüber den Individuen der Kategorie I) würde nur so verständlich werden, sie würde so auf Rechnung des Fehlens der Substanzinanspruchnahme seitens eines vorhandenen Hydranthen gesetzt werden können. Ferner wäre eine leichtere Transportirbarkeit des Materials in oraler Richtung anzunehmen, wenigstens so lange (Versuchsreihe II!), bis es einmal aboral zu einer Hydranthenneubildung gekommen ist.

Nicht erklärt blieben bei alledem 4 Punkte: das Bedürfnis des normalen anwesenden Hydranthen nach der fraglichen Substanz und

¹⁾ Hier wies Kat. II schon sechs aborale Hydranthen auf, zur Zeit als Kat. I erst einen besaß.

die Befriedigung dieses Bedürfnisses, die Steigerung der Produktion der Substanz nach Operationen, die anfänglich leichtere Transportbarkeit derselben in oraler Richtung, die spätere leichte Transportbarkeit auch in aboraler Richtung.

Die Erklärung dieser 4 Punkte wäre natürlich gerade das Wesentliche; wie immer in biologischen Dingen machen wir vor diesem Wesentlichen Halt.

Zum Schlusse mag bemerkt sein, dass in der That die terminale Ansammlung einer rothen Substanz zu Körnchenhaufen jede Reparation der Tubularia einleitet; vielleicht steht diese Substanz (dieselbe wohl, welche den fertigen Hydranthen roth färbt) zu der von uns geforderten in näherer Beziehung.

Anhang.

Im Anschluss an das soeben Geschilderte mag über einige resultatlos verlaufene Versuche berichtet werden, die mit ähnlicher Methode eine vermuthete Kompensationsfähigkeit der Tubulariastämme auf ihre Existenz hin prüfen sollten.

Ich fragte mich: Wie wird ein Stamm der Tubularia sich verhalten, wenn ihm an beiden Enden die Möglichkeit zur Reparation genommen wird?

Beide Enden eines Stammes wurden zur Prüfung dieser Frage mit Kolophoniumwachs verklebt. Ich hegte die Hoffnung meine Versuchsobjekte Seitenknospen in Kompensation der verhinderten Reparaturbildung fertigen zu sehen. Aber das geschah niemals, vielleicht weil es kein Mittel gab, den Widerstand des Perisarc zu bewältigen.

Die Mehrzahl der Objekte lebte, wie die intracönosarcale Cirkulation bewies, bis zu 10 oder 12 Tagen, ohne eine Neubildung zu leisten; einige, wohl schlecht verklebte, brachten es zu normaler Reparation, den Widerstand des Wachses durch den offenbar sehr starken Druck, welcher den Hydranthen aus dem Perisarc hervortreibt, überwindend.

So lehren denn also diese Versuche in der Frage, zu deren Entscheid sie dienen sollten, nichts Sicheres: möglich, dass bei Verhinderung der Reparation in der That keine andere Kompensationsfähigkeit vorhanden ist, möglich aber auch, dass eine solche sich nur äußerer Widerstände halber nicht äußern kann.

IV. Die Mittel zur Bildung normaler Hydranthen bei Verhinderung der normalen Reparationsweise.

(Notiz über die zu diesem Abschnitt gehörenden Textfiguren: Alle Figuren sind mit Hilfe der Camera in derselben Vergrößerung [ZEISS 16 mm, Oc. 2] gezeichnet, gestatten also ohne Weiteres Größenvergleichen. Exakt ist in ihnen alles für den beabsichtigten Zweck Wichtige wiedergegeben, namentlich alle Längsabstände; schematisirt sind Tentakeln, Tentakelanlagen etc. in Hinsicht ihrer eigenen Beschaffenheit. Stets bedeutet: p = Perisarc; c = Cönosarc.)

a. Die Mittel zur Bildung normaler Hydranthen nach Störungen des normalen Reparationsverlaufs.

Die beiden Tentakelkränze des neu zu bildenden Hydranthen werden bekanntlich im Perisarc als zwei Ringe rother Längsstreifen in gewissen Abständen vom freien Ende des Stammes angelegt, wir werden im Folgenden kurz vom distalen (kleineren) und vom proximalen (größeren) Anlagering reden.

Ich legte mir die Frage vor: Wie behelfen sich beide Anlage-ringe, wenn man sie von einander trennt, wenn man den distalen Ring vom Stamme, dem der proximale bleibt, abschneidet?

Um das Unwesentlichere vorweg zu erledigen, so bildet sich das kleine abgetrennte Stammende, welches den distalen Ring trägt, in einen echten Rüssel mit seinen Tentakeln um, führt lebhaft kontraktile Bewegungen aus, die es wohl gar aus dem Perisarc herausbefördern, trägt am basalen Ende oft Genitalien und lebt munter mehrere Tage, vervollständigt sich aber in keiner Weise.

Der Stamm mit seinem proximalen Anlagering weiß in besserer Weise den Störungen, die seine Reparationsthätigkeit trafen, zu trotzen; sein seltsames Verhalten soll uns von jetzt an allein beschäftigen.

Wir gehen aus von der Schilderung solcher Objekte, welche zur Zeit der zweiten Operation¹⁾ die Tentakeln des proximalen Ringes bereits als deutliche erhabene Wülste, wenn schon noch nicht abgeschnürt, zeigen. Sie bilden diese Tentakeln weiter aus, die Abschnürung der Länge nach geht vor sich, basal vom Ringe bildet

¹⁾ Als zweite Operation sei stets die Trennung des distalen Ringes vom Stamm mit dem proximalen bezeichnet; die erste Operation trennt den Hydranthen vom Stamm und löst dadurch die Reparation aus, welche das Material für die zweite bietet.

sich eine ringförmige Einbuchtung, endlich wird der fertige Tentakelkranz nebst der von ihm umgebenen Cönosarcpartie durch Streckung einer basal von jener Einbuchtung gelegenen Zone aus dem Perisarc herausbefördert: es ist ein Kopf gebildet, dem Rüssel und orale Tentakeln fehlen, ein tellerartiges Gebilde umgeben vom Kranze großer Tentakeln, oft von einigen Genitalien besetzt.

Dieser rüssellose Kopf regeneriert sich nun den Rüssel mitsamt seinen (distalen) Tentakeln in Form echter Sprossung. Zuerst sieht man im Centrum der tellerartigen Platte eine kleine Hervorwölbung mit knopfartigen Gebilden an der Seite, sie wird größer und stellt bald deutlich den Rüssel dar, die Knöpfchen, welche sie umgaben, werden auch langsam länger und gestalten sich zu den oralen Tentakeln, welche dem Rüssel ansitzen; nach Verlauf von 12 Stunden ist der regenerierte Rüssel von einem normalen nicht zu unterscheiden; der ganze Hydranth ist damit zu einem normalen geworden.

Hier haben wir also einen echten Regenerationsvorgang, d. h. Sprossung von einer Fläche aus, bei *Tubularia* vor uns, und es zeigt sich wie wichtig für klare Darstellung der Sachlage meine Einführung des Wortes *Reparation* für die übliche Bildungsart des *Tubularia*hydranthen im Inneren des Perisarc gewesen ist.

Durch Entnahme des Rüssels an einer Anzahl normaler Hydranthen habe ich mich überzeugt, dass auch sie zu einer echten Regeneration des entnommenen Rüssels, die sich im Lauf etwa eines Tages abspielt, befähigt sind. —

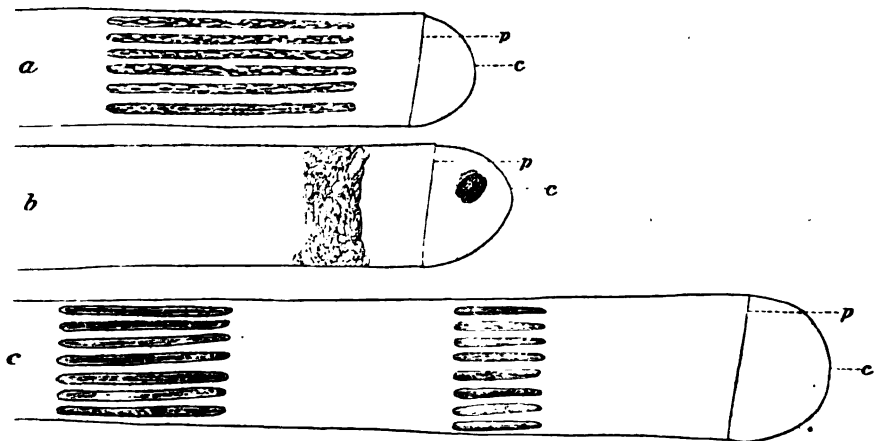
Dem Modus I oder dem Regenerationsmodus, welchen in ihrer *Reparation* gestörte *Tubularia*stämme zur Erzielung normaler Hydranthen befolgen, stellen wir als anderes Extrem den Modus IV oder den Auflösungsmodus gegenüber, die Bezeichnung als IV später rechtfertigend.

Solche Objekte, welche zur Zeit der zweiten Operation ihren proximalen Tentakelkranz, der ihnen durch sie allein belassen ward, erst in Form rother Körnchenreihen ohne irgend welche Hervorwölbung entwickelt zeigten, verfahren in der Bildung des Hydranthen zwar auch oft nach Modus I, d. h. sie bildeten ihre Tentakelanlagen fertig, streckten den rüssellosen Kopf heraus und regenerierten sich einen Rüssel, oft jedoch verfahren sie anders und die vielleicht seltsamste Art dieses anderen Verfahrens sei nun zunächst geschildert.

Die Objekte lösten die ihnen belassene proximale Ringanlage, kurz gesagt, wieder auf. Schon etwa 5 Stunden

nach geschehener zweiter Operation gewahrt man in solchen Fällen, dass zwar der Anlagering noch als röthliche Zone vorhanden ist, dass er aber seine Theilung in Längsstreifen einbüßte; er sieht wieder aus, wie er früher einmal aussah, nämlich wie der erste Beginn reparativer Anlagen. Etwa 10 Stunden nach der zweiten Operation ist er ganz geschwunden; kleinere oder größere Haufen rother Kornsubstanz nehmen oft noch Theile seines Areals ein, charakteristisch ist oft auch die Anwesenheit eines größeren Körnerhaufens am Terminus des ganzen Stammes (Fig. 4 a, b), ein Phänomen, das auch die normale Reparation gleichsam als Vorphase einzuleiten pflegt; hier stellt es die Endphase des Auflösungsprocesses dar, denn bald ist nun mit jener terminalen Ansammlung jeder Rest der ursprünglichen aboralen Ringanlage geschwunden.

Fig. 4.



Auflösungsmodus, in drei Stadien dargestellt; in b ist von der alten belassenen Anlage nur noch eine röthliche Substanzzone und eine terminale Körnermasse übrig; in c sind zwei neue Anlageringe gebildet, die zur alten Anlage in a durchaus keine Lagebeziehungen aufweisen.

Unser Objekt sieht aus wie ein solches, das vor Kurzem der ersten Operation unterzogen war, es weist gar keine Anlage von Tentakeln auf. Nach etwa zehn weiteren Stunden¹⁾ stellt sich nun eine neue Anlage ein, und zwar eine vollständige, aus distalem und proximalem Ring bestehende, nachdem ihr die übliche Vorphase terminaler Körneransammlung vorherging (Fig. 4 c).

Diese neue Anlage steht in keiner Lagebeziehung zu der früheren proximalen Anlage, sie ist durchaus eine Neubildung.

¹⁾ Auf die Stundenzahlen, die außerordentlich mit der Konjugationsdauer zusammenhängen, kommt gar nichts an.



In üblicher Weise wird sie fertig gebildet und hervorgestreckt: der neue Hydranth ist trotz der durch die zweite Operation gesetzten Störung nach dem Auflösungsmodus fertig gestellt worden.

Die Figuren 4 *a—c* zeigen nach Cameraskizzen die Lageverhältnisse aller Anlagen, die bei den geschilderten Vorgängen in Betracht kommen.

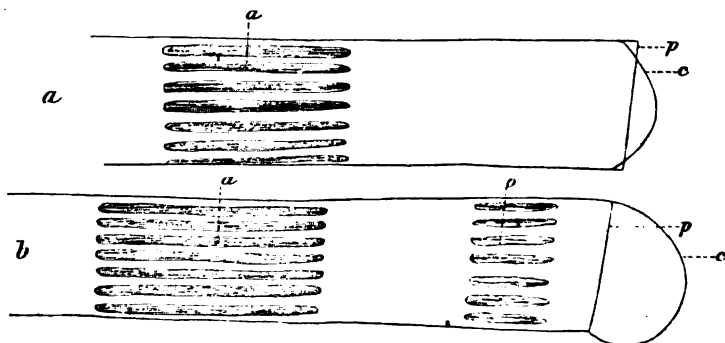
Entweder durch provisorische Fertigstellung der proximalen Anlage und nachfolgende Regeneration oder durch Auflösung und Neuanlegung kann also ein in seiner Reparation gestörter Tubulariastamm zum neuen Hydranthen kommen.

Ja es giebt noch andere Wege für ihn; schildern wir zunächst seinen Modus II, den man den Ersatzanlagemodus nennen könnte.

Er ist nicht sehr häufig und nur an solchen Objekten beobachtet, bei denen die zweite Operation die distale Anlage dicht hinter ihrem basalen Ende abtrennte, so dass also distalwärts von der belassenen proximalen Anlage ein erhebliches Stück freien Cönosars erhalten blieb. In diesen Fällen wird manchmal ein neuer distaler Ring auf diesem freien Perisarc gebildet, entwickelt sich, natürlich etwas im Rückstand gegen die belassene proximale Anlage, in typischer Weise fertig und ein typischer Hydranth, der völlig vollendet das Perisarc verlässt, ist das Resultat.

In manchen Fällen war die distale Ersatzanlage durch einen erheblichen Zwischenraum von dem belassenen proximalen Ring getrennt und dieser Zwischenraum wies keine Spur rother Substanz auf. Wir dürfen hier also wohl mit Sicherheit eine genetische Beziehung der neuen Anlage zu der belassenen alten ausschließen (Fig. 5 *a—b*).

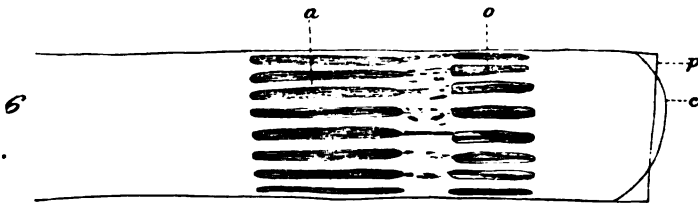
Fig. 5.



Ersatzanlagemodus, in zwei Stadien dargestellt; die neue Anlage (*c*) ist mit der belassenen alten (*a*) nicht irgendwie verbunden.

In anderen Fällen bin ich in diesem Punkte nicht ganz zur Klarheit gekommen; es lag zwar sicherlich nicht derjenige Modus der Regulation vor, der gleich als letzter zu schildern sein wird, denn die belassene proximale Tentakelzone bewahrte ihre Größe und ihre Abstände vom Perisarcende; aber die distale Ersatzanlage lag der belassenen oralen ziemlich nahe und, was mir das Bedeutsamste zu sein scheint, die sie von ihr trennende Zwischenzone war nicht ganz frei von rother Substanz, sondern stellte ein namentlich bei auffallendem Lichte gut sichtbares schwach-röthliches Areal dar. Ja, einige Mal schien es sogar, als seien die Tentakelindividuen der Ersatzanlage durch etwas stärker röthliche strangartige Körnchenmassen mit denen der alten proximalen Anlage verknüpft (Fig. 6). So mag denn vielleicht

Fig. 6.



Ersatzanlagemodus. o = Neuanlage, welche der alten belassenen Proximalanlage (a) sehr genähert und mit ihr durch rothe Körnchensubstanz verbunden ist, woraus vielleicht eine gewisse Bethheiligung der alten Anlage an der neuen folgt.

eine genetische Beziehung hier bestehen, eine Bildung der distalen Ersatzanlage von der alten proximalen Anlage aus, unter ihrer Leitung oder wie man es nennen will; die Existenz des gleich zu schildernden Auftheilungsmodus dürfte das wenigstens als möglich erscheinen lassen.

Ich betone aber besonders, dass ich in diesem einen Punkte meiner Untersuchung nicht zu völliger Klarheit gekommen bin, dass alles soeben Ausgeführte mit Reserve gesagt und mit Vorsicht aufzunehmen ist. Der Ersatzanlagemodus ist leider recht selten, und wenn er vorkommt, sind wieder unter den ihn anwendenden Objekten solche, bei denen der Gedanke an genetische Beziehungen zwischen alter und neuer Anlage aufkommen kann, so wenig zahlreich, dass es mir trotz mehrerer 100 Operationen nicht möglich war, mehr zu sagen, als ich gesagt habe.

In der Mehrzahl der Fälle des Ersatzanlagemodus ist, wie bemerkt, eine Bildungsbeziehung zwischen alter und neuer Anlage wohl auszuschließen; die Ersatzanlage ist wirklich eine Neureparation. Hier sieht man wieder wie wesentlich mein Auseinanderhalten der Begriffe Reparation und Regeneration ist: das Endresultat

des gestörten Reparationsverlaufs ist ja beim Modus I und II dasselbe, nämlich ein normaler ganzer Hydranth, aber die Wege, auf denen es entsteht, sind für uns zunächst wenigstens verschieden; wir dürfen sie wenigstens nicht von vorn herein für gleich halten, ob sie es schon in tieferem Sinne sein mögen; was wir aber nicht für gleichartig zu halten berechtigt sind, dürfen wir auch nicht gleich benennen ¹⁾. —

Wir schildern zum Schlusse den Modus III oder Auftheilungsmodus, dessen sich in seltenen Fällen der in seiner normalen Reparationsthätigkeit gestörte Tubulariastamm bedient. Am besten wird diese Schilderung an der Hand eines bestimmten Objektes geschehen. In Figur 7a sehen wir unseren Stamm 2 Stunden nach der zweiten Operation; wie meist, ist in Folge der Operation und Wundheilung das Cönosarc etwas vom Perisarcende zurückgezogen; die belassene Proximalanlage ist erst sehr wenig ausgebildet, wiewohl immerhin schon die Ordnung der rothen Körnchen zu Längsreihen kenntlich ist. Nach Verlauf einiger weiterer Stunden (in diesem Fall 4) füllt — ebenfalls die normale Geschehensart — das Cönosarc distalwärts von dem belassenen proximalen Tentakelring das Perisarc völlig aus und überragt es sogar ein wenig. Ob diese stets einige Zeit nach der Operation statthabende Volumzunahme des oralen Cönosarcs durch aktives Wachsthum oder durch passive Streckung in Folge des durch die Operation herabgesetzten und dann wieder hergestellten intracönosarcalen Druckes geschieht, vermag ich nicht sicher anzugeben, wenssichon ich die zweite Alternative für die wahrscheinlichere halten möchte. Figur 7b stellt das Objekt nach der Streckung des oralen Cönosarcs dar; ich bitte besonders auf die Abstände der beiden Enden der nunmehr deutlich ausgebildeten proximalen Ringzone ²⁾, welche jetzt aus deutlichen Körnchenreihen besteht, vom

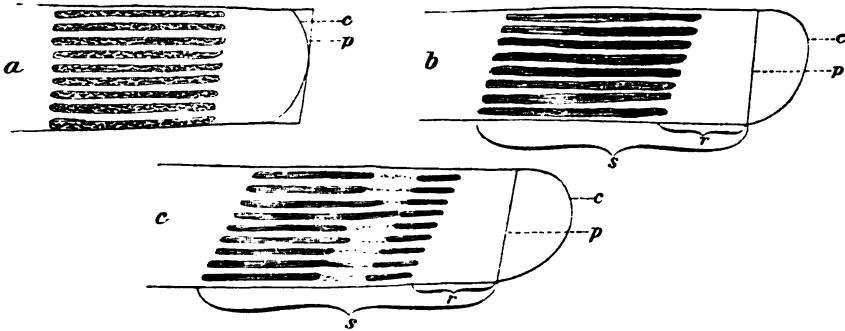
¹⁾ Es sei hier bemerkt, dass nach dem Modus I verfahrende Objekte oft mit der Regeneration der distalen Tentakeln schon beginnen, wenn sie noch im Ausstrecken begriffen sind, sie gewähren dann einen seltsamen Anblick. Der Zeit des Störungsausgleichs nach könnte man hier eine Annäherung des Modus I an Modus II erblicken; aber auch nur der Zeit nach, denn das Geschehen selbst ist auch bei dieser Nuance des Modus I echte Sprossungsregeneration, bei Modus II echte Reparation.

²⁾ Man sieht, dass ihr Areal sich jetzt etwas weiter in die Länge erstreckt, als vor vier Stunden; das ist stets der Fall, wenn man wie hier zum zweiten Mal auf sehr frühem Anlagestadium operirt. Auch bei unbehelligt gelassenen Stämmen nimmt der proximale Ring bei Beginn seiner Anlage ein etwas geringeres Areal ein als später.

Perisarcende zu achten. Dieses Perisarcende wird uns der feste Ort sein, auf den wir alle Abstandsmessungen beziehen werden.

Die alte proximale Anlage besitzt also 6 Uhr Nachmittags die Abstandsmaße r und s . Abends 9 Uhr bietet sich uns nun ein sehr seltsames Bild dar (Fig. 7c). Alles was überhaupt von »Anlage« an

Fig. 7.



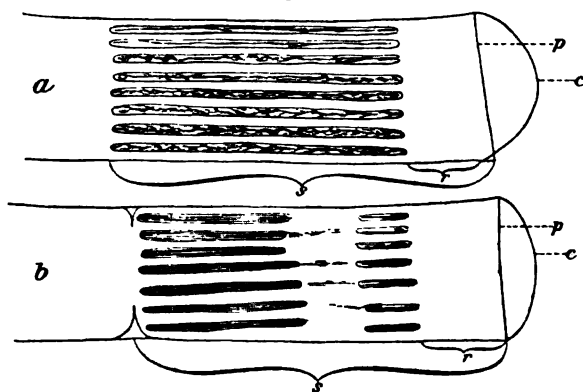
Auftheilungsmodus, in drei Stadien dargestellt. In *a* füllt das Cónosarc noch nicht das ganze Perisarc aus; in *b* ist das der Fall und ist zugleich die in *a* noch sehr schwach ausgeprägte belassene alte Proximalanlage etwas deutlicher und länger geworden. Man beachte besonders die Maße r und s . In *c* sind die Definitivanlagen noch durch Reste der alten Proximalanlage verbunden, zwei dieser Verbindungsreihen sind besonders deutlich.

unserem Objekt da ist, das ganze Anlageareal ist immer noch durch die Abstände r und s bestimmt, aber innerhalb dieses Areals giebt es jetzt nicht eine Anlage, sondern zwei: distalwärts einen schmalen Ring körniger Längsstreifen der eine neue distale Anlage darstellt, proximalwärts eine breitere Ringanlage, welche in der Phase der Längshervorwulstung sich befindet und eine proximale Anlage darstellt. Diese proximale Anlage ist nun die alte durch die zweite Operation belassene und ist es auch nicht, sie besitzt ihr basales Abstandsmaß s , aber nicht ihr orales r ; in Wahrheit ist sie ein Theil der alten proximalen Anlage, deren terminalwärts gerichteter Theil zu einer neuen distalen Anlage verwandt war; eben letztere hat r als distalen Abstand. Ja genügten uns diese Abstands- und Größenverhältnisse noch nicht, um auf eine Auftheilung der ursprünglichen proximalen Anlage in zwei Neuanlagen zu schließen, so kann die Betrachtung des Coenosarcareals, welches diese beiden Anlagen verbindet jeden Zweifel an der Richtigkeit unserer Deutung bannen. Wir sehen hier wie feinste Körnchenlängsstreifen noch die Anlage-Individuen des distalen und des proximalen Neuringes verbinden, schwächer als sie ausgebildet, aber doch noch als Längsstreifen kenntlich; ja zwei der ursprünglich belassenen Streifen sind mit dem

Auftheilungsprocess etwas weiter zurück als die anderen: hier verbinden Streifen stärkerer Körnelung die proximale und distale Neuanlage.

Also auch durch Auftheilung der belassenen proximalen Anlage in zwei neue Anlagen vermag sich der in seiner Reparation gestörte Tubulariastamm zu helfen, auch auf diese Weise vermag er zu einem neuen Hydranthen zu kommen. Unser Objekt hatte am nächsten Morgen einen typischen Neuhydranthen und so alle ähnlichen, z. B. dasjenige, von dem ich, um diese seltsamen Vorgänge möglichst deutlich erscheinen zu lassen, in den Figuren 8a—b den Auftheilungsprocess abbilde:

Fig. 8.



Auftheilungsmodus, in zwei Stadien dargestellt; man beachte die Maße r und s . In b sind die beiden nunmehr definitiven Tentakelanlagerungen an wenigen Stellen noch durch Reste der alten, belassenen Proximalanlage verbunden.

Provisorische Fertigstellung des Belassenen mit Regeneration, Ersatzreparation, Auftheilung, und Auflösung mit nachfolgender Neuanlegung sind also die vier Wege, auf denen sich in ihrer Reparation gestörte Tubulariastämme das gewollte Resultat zu verschaffen wissen; wesswegen der eine Stamm so, der andere, obschon wohl gar derselben Kolonie angehörend, anders verfährt, das wissen wir nicht; verschiedene Dicke, Länge etc. spielen hier jedenfalls keine Rolle. Nennen wir diese individuelle Eigenthümlichkeit der Stämme in Sachen der Reparation ihren morphologisch-regulativen Charakter.

Unter 170 Fällen¹⁾ sind die verschiedenen Regulationsmodi in folgender Häufigkeit beobachtet worden:

¹⁾ So zahlreich sind die Objekte, über die Protokoll geführt wurde; mindestens 50 kommen hinzu, welche eliminirt wurden, sobald es sich zeigte, dass sie nach dem schon genugsam beobachteten Modus I verfahren würden; die Zahl 86 für Modus I könnte also erheblich erhöht werden.

- 1) der Regenerationsmodus: 86 mal
- 2) der Ersatzanlagemodus:
 - a. ohne verbindendes Areal rother Substanz: 23 »
 - b. mit verbindendem Areal rother Substanz: 16 »
- 3) der Auftheilungsmodus: 8 »
- 4) der Auflösungsmodus: 37 »

Modus I und IV sind also am häufigsten, bei Weitem am häufigsten ist I; das ist verständlich, da die Modi II bis IV ein gewisses frühes Entwicklungsstadium der belassenen Anlage voraussetzen, das man nicht genau bemessen kann; wenn die zweite Operation relativ spät erfolgt, tritt fast stets Modus I ein, was nicht ausschließt, dass er auch bei früher Operation einzutreten vermag. —

Was sind nun die nächstliegenden allgemeineren Folgerungen die sich aus unseren Versuchen ergeben? Unsere vor Kurzem gegebene Zusammenfassung derselben war doch (zunächst wenigstens) nichts weiter als eine naive Gesamtschilderung. Ehe wir an die Beantwortung dieser Frage gehen, wollen wir zunächst noch einen fünften Modus kennen lernen, nach welchem die Bildung neuer Hydranthen bei *Tubularia* geschehen kann, wenn der normale Reparationsmodus durch die Umstände ausgeschlossen ist.

b. Die Modi der Reparation bei sehr kleinen Stücken des *Tubularia*stammes.

Bei der üblichen Reparation der *Tubularia* nimmt das Anlageareal eine recht erhebliche Strecke des Stammcönosarcs ein (vgl. z. B. Fig. 4c). Was geschieht nun, wenn das zum Versuche ausgewählte Stammstück viel kleiner ist als die durchschnittliche Länge jenes Areals, etwa nur so lang, wie der normalerweise für die distale Anlage dienende Stammbezirk?

Wir werden sehen, dass in einer großen Zahl von Fällen auch hier der Stamm einen Ausweg findet, um zu einem normalen Hydranthen zu gelangen.

Im Ganzen sind 82 kleine Stammstücke der *Tubularia* auf ihren Reparationsmodus hin untersucht worden.

Nur fünf von diesen formten ein Gebilde, das einen von einem Tentakelring umstellten kontraktilem Schlauch darstellte, welcher als Rüssel eines Hydranthen zu bezeichnen ist. Hier leistete also das Stammstückchen das, was es als Terminus eines größeren Stammes geleistet haben würde; als sehr zweckentsprechendes Gebahren kann das nicht bezeichnet werden.

Bei 26 Exemplaren begann die reparative Thätigkeit an beiden Enden; zunächst sah man, ihnen beiden ziemlich nahe, zwei kurze Anlageringe auftreten, von denen man noch nicht sagen konnte, ob sie nicht etwa die als nächste zu schildernde Bildungsweise einleiten würden. Bald stellte es sich heraus, dass dem nicht so war; sobald die Abschnürung der Tentakeln begann, neigten sich ihre freien Enden jeweils der ihnen genäherten Endfläche des Stammes zu: so resultirte ein als Doppelrüssel zu bezeichnendes Gebilde (Fig. 9), welches bis zu seinem Tode im Perisarc eingeschlossen blieb, da keine Mittel da waren, es hinaus zu befördern.

Es sei hier zunächst nachgetragen, dass die Tentakelbildung im Falle der Doppelrüsselbildung zwar im Ganzen nach dem Schema der Reparation, aber doch im Einzelnen etwas anders als bei deren normalen Verlauf sich abspielt. Zwar sieht man auch hier zuerst Körnchenlängsreihen, dann rothe Längswülste, und darauf schnüren diese sich der Länge nach ab; aber die so gebildeten Tentakeln sind zuerst meist ganz kurze Gebilde, die erst sekundär lang auswachsen, sei es nun durch bloße Streckung schon vorhandener Zellen, oder durch Theilung und Wachsthum in ihrem Verlauf oder durch Nachschub vom Mutterboden her. Zwischen diesen Alternativen konnte ich nicht entscheiden; bewahrheitete sich die letzte, so läge gewissermaßen ein Mittelding zwischen Reparation in meinem Sinne und echter Regeneration vor.

Bei der Doppelrüsselbildung geht, wie man sieht, die Auslösung zur reparativen Thätigkeit von beiden Wundflächen aus, beide Auslösungen kollidiren in ihren Wirkungen mit einander und so entsteht ein wenig zweckentsprechendes Gebilde; schon E. BICKFORD hat die Doppelrüssel beschrieben und abgebildet, wenschon ihre Entstehung nicht näher analysirt.

Wir gehen über zur Schilderung von Bildungen, welche in ihrer ersten Anlage den späteren Doppelrüsseln ähnlich sind; auch hier sieht man zuerst 2 Anlageringe; mit deren deutlicher Ausprägung zeigt es sich aber schon, dass es zu anderem Effekt kommen wird. In ihrer vollendeten Ausbildung überragt die eine Anlage die andere an Länge; sie reicht bis an eines der beiden Enden des Stammstückes, diese nicht; in der Ablösungsphase sehen die Tentakeln der beiden Ringe dem Ende zu, das dem kleinen Ring genähert ist: Kurz das ganze Stammstück hat sich hier in ein Reparationsareal umgewandelt, das dem Typus nach normal, nur in seinen Dimensionen vom üblichen Reparationsmodus abweicht.

Es resultirt im weiteren Verlauf ein ganzer Hydranth, aber da alles verfügbare Material für ihn aufgebraucht wurde, so ist nichts da, was ihn aus dem Perisarc hinausstrecken könnte; er bleibt, bis er abstirbt, in ihm, sich lebhaft bewegend (Fig. 10).

Fig. 9.

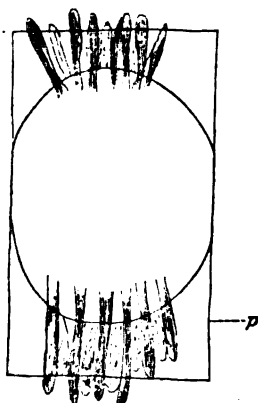


Fig. 10.

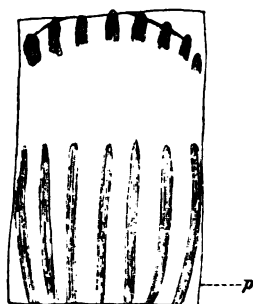


Fig. 9. Doppeltüssel, aus einem kleinen Stammstück gebildet.

Fig. 10. Vorgeschr. Anlage eines Hydranthen ohne Streckstück aus einem kleinen Stück des Stammes.

20 mal ist die hier beschriebene Reparation ganzer Hydranthen aus kleinen Stammstücken beobachtet worden; sie erscheint zwar zweckentsprechender als die Bildung von Rüsseln oder Doppeltüsseln, aber eine wirklich voll funktionsfähige Effektbildung wird doch auch hier nicht erzielt: Zu einer solchen wurde gleichsam etwas vergessen, nämlich eine Streckzone übrig zu lassen, wensschon im Übrigen die reparative Thätigkeit als zweckentsprechend zu bezeichnen ist.

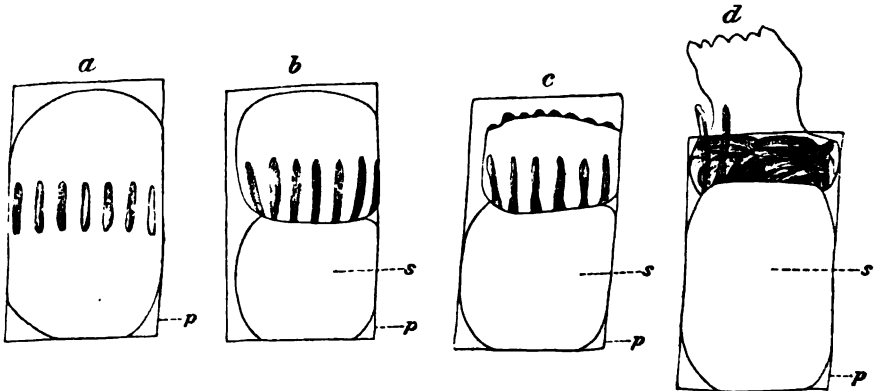
Dass ein kleines Stammstück der Tubularia es nun in der That zu voll funktionsfähigen Hydranthen bringen kann, das zeigt die letzte Kategorie der von unseren Objekten producirtten Bildungen; 28 mal ist der jetzt zu schildernde erfolgreiche Bildungsmodus beobachtet worden.

Er beginnt mit dem Auftreten eines Anlageringes etwa in der Mitte des Ganzen (Fig. 11 a), oft rüthet sich gleichzeitig schon das eine der beiden Stammenden und zeigt einen Kranz höckerartiger Hervorwölbungen (Fig. 12 a), oft aber geschieht dieser Vorgang auch erst, nachdem der folgende wichtigste eintrat. Es bildet sich nämlich nahe dem einen Ende des Anlageringes, wenn jene höckerartigen terminalen Hervorwölbungen schon da sind, an der von ihnen abgewandten Seite, eine ringförmige Einschnürung des Cönosarcs

(Fig. 11*b*, 12*a*). Die ganze Masse ist damit in einen anlagetragen- den und einen anlagefreien Theil gesondert.

Die Tentakelindividuen des centralen Anlageringes bilden sich

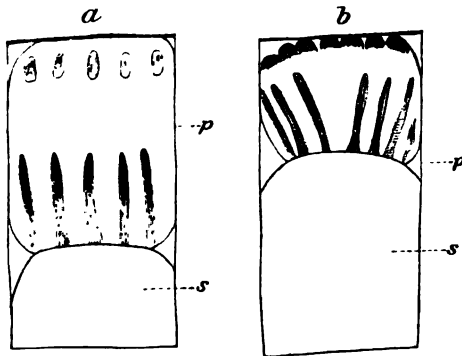
Fig. 11.



Reparation eines kleinen Stammstückes in vier auf einander folgenden Stadien; in *d* ist der Küssel mit kleinen Tentakelknospen bereits draussen; man beachte das Wachstum des Streckstückes (*s*).

nun typisch weiter und schnüren sich mit von der Ringeinschnürung abgewandten freien Enden los, die terminalen Höckerchen werden

Fig. 12.



Reparation eines kleinen Stammstückes in zwei auf einander folgenden Stadien; man beachte das starke Wachstum des Streckstückes (*s*), welches die Anlagezone zusammendrängt.

etwas größer, gleichzeitig mit diesen Vorgängen aber streckt sich allmählich die anlagefreie Cönosarczone und drückt die anlagetragende zusammen (Figur 11*c*, 12*b*).

Dieser Process geht so weit, dass die anfänglich der Länge des Ganzen gemäß gestreckten großen Tentakeln, welche aus dem Anlagering hervorgingen, zu einer unanalysirbaren Masse zusammengequetscht werden (Fig. 11*d*). Auf diesem Stadium sind meist die terminalen Höckerchen etwas weiter ausgebildet und sitzen einer aus dem einen Ende hervorragenden cylindrischen Hervorwölbung an. Einzelheiten der hier statthabenden Vorgänge wären nur an Schnitten zu ermitteln.

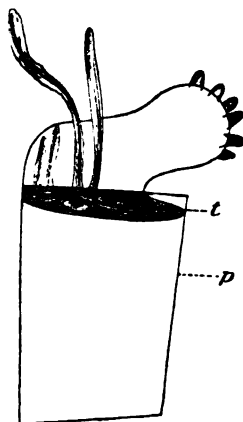
Jetzt sieht man schon was eigentlich vor sich geht: die aus dem ursprünglich central gelegenen Anlagering hervorgegangenen, jetzt zusammengequetschten Tentakeln werden die großen (proximalen) Tentakeln eines Hydranthen darstellen, sie sind in echter Weise durch Längsabschnürung reparativ gebildet worden; die noch kleinen Höckerchen aber, welche dem kleinen vorragenden Cylinder aufsitzen, werden distale Tentakeln desselben Hydranthen werden, und eben jener Cylinder wird dessen Rüssel sein. Rüssel und distale Tentakeln sind nicht echt reparativ, sondern nach Art einer Knospung von umschriebenem Bezirk aus, wenn wir wollen, regenerativ gebildet worden; selbst am fertigen herausgestreckten Hydranthen sind sie noch sehr klein und wachsen erst sekundär auf ihre normale Länge aus.

Für eben das Herausstrecken des Hydranthen sorgt die anlagefreie Zone, die Streckungszone. Wir studirten schon, wie sie sich allmählich verlängernd die Anlagemasse zusammenquetscht. Endlich drückt sie sie völlig heraus, der Rüssel und ein großer Tentakel nach dem anderen erscheinen draußen (Fig. 13); am Schlusse des Processes füllt sie das ganze Perisarc aus und draußen sitzt ihr ein wohlgebildeter Hydranth an, dessen distale Tentakeln in kurzer Frist die normale Länge erreichen.

Hier erreichte also das kleine Stammstück auf seltsamem, vom gewöhnlichen Reparationsmodus wesentlich abweichendem Wege, doch sein Ziel, die Bildung eines freien, funktionsfähigen Hydranthen. Es erreichte dieses Ziel, indem es reparative Thätigkeit mit knospender verband und nicht unterließ, einen gewissen Bezirk des verfügbaren Materials für eine Aufgabe zu reserviren, die zwar anfänglich unwesentlich, später zur wesentlichsten wird: für das Herausstrecken des Hydranthen aus dem Perisarc.

Als interessante Einzelheiten mögen zum Schluss drei Fälle namhaft gemacht werden, in denen die Reservirung einer Streckungszone zwar nicht verabsäumt, aber deren Größe falsch bemessen war: die Folge war, dass der fertige Hydranth zwar theilweise aber nicht ganz zum Perisarc herausgestreckt werden

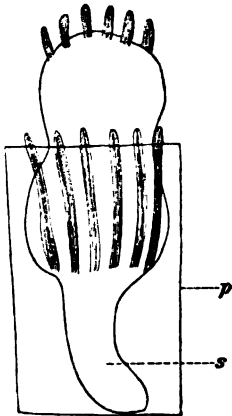
Fig. 13.



Hydranth aus kleinem Stammstück im Auskriechen; zwei große Tentakeln sind schon ganz draußen, zwei andere halb, die übrigen sind zu einer wirren Masse zusammengedrückt (t).

konnte (Fig. 14); immerhin wurde er in zweien dieser drei Fälle doch noch frei, indem er sich durch die lebhaften Bewegungen der großen Tentakeln vom Perisarc löste; wie eine kleine Meduse mit einem Stiel auf der Umbrella kroch er perisarclos herum. —

Fig. 14.



Aus kleinem Stammstück
entstandener Hydranth mit
zu klein bemessenem Streck-
stück (s).

Nur solche Fälle von Regulativbildungen an kleinen Stammstücken sind hier zur Sprache gebracht worden, die deutliche Analyse gestatteten; denn aus der näheren Darlegung der wenigen (etwa zehn) Fälle, in denen die Objekte einen wüsten Tentakelhaufen oder Ähnliches bildeten, wäre nichts Anderes zu lernen gewesen, als dass hier ein funktionsfähiges Resultat eben in keiner Weise erreicht ward.

Von 82 kleinen Stammstücken der Tubularia bildeten, wie wir sahen, 5 einen Rüssel, 26 einen Doppelrüssel, 20 einen Hydranthen im Perisarc, 28 einen freien und 3 einen halb-freien Hydranthen. Woran liegt diese Verschiedenheit? Wir wissen es nicht; nennen wir ihren Grund, wie oben, den morphologisch-regulativen Charakter des einzelnen Objektes, wobei wir die merkwürdige Thatsache hinzuzufügen haben, dass dieser individuelle Charakter sogar bei aus ein und demselben Stamme geschnittenen Stückchen verschieden sein kann.

c. Die Beschränkungen der morphologischen Regulationsfähigkeit von Tubularia.

Wir lernten in den Theilen a und b dieses Abschnittes die merkwürdige Thatsache kennen, dass Stämme oder Stammtheile von Tubularia sich mit den verschiedenartigsten Mitteln in Lagen, welche ihnen die übliche Art ihrer Hydranthenreparation unmöglich machen, zu helfen wissen. Wir können kurz sagen: distalwärts kann die Tubularia Alles leisten.

Als Gegenstück hierzu soll nun in diesem Theil kurz davon die Rede sein, dass sie proximalwärts gar nichts leisten kann.

Schon im Theil a war gesagt, dass der abgeschnittene distale Anlagering sich typisch zum Rüssel, eventuell mit Genitalien am basalen Ende versehen, umbildet, als solcher ein paar Tage lebt, dann aber abstirbt: er vervollständigt sich also in keiner Weise. Ja

selbst vor Sichtbarkeit des distalen Ringes ist den Stammtheilen, welche ihn später zu tragen bestimmt sind, das Schicksal aufgedrückt, dem sie nicht entgehen können. Die diesen Satz beweisenden Versuche an Stämmen, welche zwar nach der ersten Operation lange Zeit (ca. 24 Stunden bei ca. 15° C.) gelegen haben, aber doch noch keine sichtbare Neuanlage zeigen, seien jetzt zuerst geschildert.

An solchen Stämmen ward die orale Spitze etwa in der Länge, wie sie später ihr distaler Ring anzunehmen pflegt, abgeschnitten¹⁾.

Es erübrigt zunächst, gleichsam als Nachtrag zum Theile a, zu bemerken, dass der größere Theil des Operationsstammes nach dieser zweiten Operation nicht die geringste Nachwirkung der ersten Operation bemerken lässt; er bildet also nun nicht etwa nur einen (den proximalen) Anlagekranz, sondern, nach Verlauf von etwa 1½ Tag, deren normaler Weise zwei. Wollen wir hier sagen, es habe doch eine Induktion durch die erste Operation stattgefunden, diese sei aber nun rückgängig gemacht und durch eine solche von der zweiten Operation ersetzt worden, so mögen wir das ja thun und also die betreffenden Objekte unserem Modus IV (Auflösungsmodus) zurechnen; viel scheint mir aber durch diese Auffassung nicht gewonnen zu sein, es sei denn, dass sie eine Harmonie mit gleich zu schildernden Thatsachen herstellt.

Dass Stämme, die nach längerem Liegen ihrer Spitze beraubt werden, sich so benehmen, wie sie es in der That thun, ließ sich nach allem in Theil a Dargestellten erwarten; lernten wir dort doch, dass Stämme der Tubularia sich immer in schwierigen Lagen einfach zu helfen wissen.

Lässt also eine zweite Operation an Stämmen der Tubularia, die lange gelegen haben, ohne doch sichtbare Folgen der ersten zu tragen, keinen einzigen Effekt dieser ersten Operation ins Dasein treten, so ist das bei den abgeschnittenen Enden gerade umgekehrt: sie verhalten sich fast ausnahmslos den durch die erste Operation gesetzten Bedingungen gemäß, sie bilden fast ausnahmslos einen Rüssel, gleich als wenn sie zur Zeit der zweiten Operation schon einen deutlichen distalen Anlagekranz besessen hätten.

Von 45 Enden haben 37 einen Rüssel gebildet, 2 einen Doppel-

¹⁾ Die Worte »oral«, »aboral« beziehen sich in dieser Arbeit immer auf den ganzen Stamm, die Worte »distal« und »proximal« auf ein einzelnes seiner Enden, die bekanntlich (s. o.) beide gleichermaßen zur Hydranthenbildung befähigt sind.

rüssel und 6 einen ganzen Hydranthen ohne Streckstück. Bei 5 dieser letzteren war die zweite Operation nicht recht geglückt, die abgeschnittenen Enden sind im Protokoll als »zu groß« bezeichnet, somit bleiben unter 40 Fällen nur 3 Ausnahmen von der Regel.

Wir müssen hieraus schließen, dass von einem bestimmten Zeitpunkt nach der ersten Operation an die Folgen derselben in Hinsicht künftiger Reparation fixiert sind, wenschon wir sie noch nicht sehen; der große Stamm, der distalwärts Regulativleistungen zu vollziehen hat, kann diese Folgen annullieren, das Ende, das proximalwärts solche zu vollziehen hätte, kann es nicht.

Wo der Zeitpunkt der Fixierung liegt, kann ich nicht sagen; die drei Ausnahmen von der Regel scheinen darauf hinzudeuten, dass es einer ziemlich langen Zeit für die Fixierung bedarf; sehr kurz ist dieselbe jedenfalls nicht, denn solche Enden, die etwa zwei bis drei Stunden nach der ersten Operation abgetrennt waren, verhielten sich durchaus so individuell different, wie die in b behandelten Objekte.

Besonders schön wird der Einfluss längeren Liegens nach der ersten Operation auf die Art der Reparativleistung des abgetrennten Endes durch folgendes Versuchsprotokoll illustriert.

Am 12. IV. 6 $\frac{1}{2}$ p. war an 18 Stämmen der Hydranth entfernt worden, am 13. IV. 11 $\frac{3}{4}$ a., also nach 17stündiger Ruhe (ca. 20° C.), wurde ihnen einerseits das orale Ende, an dem noch keine Neuanlage sichtbar war, abgetrennt, andererseits aber auch ein Stück von gleicher Größe aus der Mitte herausgeschnitten. Sie bildeten nun Folgendes:

	Gestorben	Rüssel	Doppel- rüssel	Ganzer Hydranth im Perisarc	Ganzer Hydranth mit Streckstück, also frei
Orale Enden .	5	13	—	—	—
Stücke aus der Mitte	—	—	13	2	3

Termini von Tubulariastämmen können also nicht nur, wenn sie sich zum Rüssel geformt haben, proximalwärts nichts regenerieren, sondern schon nicht einmal eine noch nicht sichtbare Induktion zum Zwecke einer Mehrbildung proximalwärts rückgängig machen.

Dass von normalen Hydranthen entfernte Rüssel sich nicht zu vervollständigen im Stande sind, wird nach Gesagtem nicht überraschen; in ein Paar Dutzend Fällen ward es konstatiert, drei bis vier Tage lebten die Rüssel, dann starben sie. Dass dagegen ein

Hydranth, dem man den Rüssel nimmt, diesen regenerativ ersetzt, sahen wir in Theil a.

Besonders seltsam kontrastirt mit den großen und mannigfachen regulativen Potenzen des Stammes die Thatsache, dass auch vollständige Hydranthen, wenn sie vom Stamme abgetrennt wurden, nicht im Stande sind, auch nur die geringste Strecke *Cönosarc* neu zu bilden, obschon sie bis zu acht Tagen nach der Operation leben können; auch vermochten der Länge nach halbirte Hydranthen die fehlende Hälfte nicht zu ergänzen, sondern lebten bis zu sechs Tagen und zerfielen dann.

Proximalwärts sind also die regulativen morphogenen Fähigkeiten aller Tubulariagewebe gleich Null und auch seitlich sind gleich Null diejenigen der Gewebe des Hydranthen¹⁾.

d. Einige allgemeine Erörterungen zu den in Abschnitt IV mitgetheilten Thatsachen.

In einem früheren kleinen Beitrag habe ich darauf hingewiesen, dass Alles, was man über die reparationsauslösenden Faktoren bei *Tubularia* sagen kann, eigentlich nur dieses ist: ist durch eine (erste) Operation eine freie Stammendfläche geschaffen, so ist damit, unter übrigens günstigen Umständen, die Anlage zweier Reparationsringe in den individuell bestimmten Abständen *p*, *q* und *r*, *s* gegeben. Wie sehr es auf diese individualisirten Abstände ankommt, zeigten meine Beobachtungen, dass Stämme mit schief gelegter Endfläche auch ihre Ringe schief, also in jedem Punkt jenen Abständen gemäß anlegen; des Weiteren konnte festgestellt werden, dass die Abstandsmaße *p*, *q* und *r*, *s* nicht mit Länge oder Dicke der Versuchsobjekte in irgendwie erkennbarer Weise zusammenhängen.

Unsere neuen Ermittlungen gestatten uns nun, die früher gewonnenen und hier rekapitulirten Auffassungen ganz wesentlich zu vertiefen.

Zunächst einmal sehen wir durch sie, dass doch eine gewisse Beziehung jener Abstandsmaße zur Länge des Stammstücks bestehen kann, nämlich dann, wenn dieses so klein ist, dass die übliche Größe der Maße gute Hydranthenbildung nicht ermöglichen würde: in diesen Fällen verfahren die Stammstücke (Theil b) in einer erheblichen Zahl der Fälle anders, für diese Fälle haben sie besondere, wiederum individualisirte, reparationsbestimmende Abstandsmaße

¹⁾ Vgl. aber die in I geschilderten Befunde.

gleichsam vorrätig. Das sagt wenig; ich sehe aber zur Zeit nicht, wie man hier mehr sagen könnte.

Die in Theil a mitgetheilten Fakten gestatten uns, denke ich, etwas inhaltreichere Folgerungen. Zunächst haben wir auch auf Grund ihrer unsere früher gewonnenen Ergebnisse etwas einzuschränken. Wir dürfen nicht mehr allgemein sagen: die Schaffung einer Endfläche setzt zugleich Reparationsanlagen in bestimmten individuellen Abständen; es kommt vielmehr darauf an, in welchem Zustande sie den Stamm trifft. Wäre dem nicht so, gälte unser oben rekapitulirter Satz ohne Einschränkung, so wäre zu erwarten, dass Stämme, denen man durch die zweite Operation die distale Ringanlage nahm, aber die proximale beließ, nun zwei neue Ringe anlegen würden; von diesen würde wohl häufig der eine mit dem belassenen aboralen Ring örtlich kollidiren, es wäre aber auch wohl denkbar, dass dieser von den beiden neuen Ringen eingeschlossen würde, wir also einen Stamm mit drei Ringen vor uns hätten. Ich gestehe, dass ich, den Tubulariastämmen weniger zutrauend als sie leisten können, meine bezüglichen Versuche mit Rücksicht auf diese Eventualität unternommen habe.

Nun bekommen wir aber niemals drei Ringe, auch niemals eine Kollision neuer Ringe mit dem belassenen alten zu Gesicht. Der reparative Zustand, in dem sich das Objekt zur Zeit der (zweiten) Operation befindet, bestimmt vielmehr die Qualität des von der durch sie gesetzten Endfläche ausgelösten Effektes.

Diese löst, wenn der Stamm einen in Ausbildung begriffenen proximalen Ring besitzt, entweder zunächst gar nichts aus (Modus I, Regenerationsmodus), oder veranlasst erst Auflösung, dann Totalneubildung (Modus IV), oder sie löst zwar einen distalen Ring aus, aber nichts weiter (Modus II), oder endlich sie lässt einen Theil des vorhandenen proximalen Ringes sich umgestalten zu distaler Anlage, einen anderen sich auflösen (Modus III, Auftheilungsmodus).

Der neugebildete distale Ring, sei er durch Ersatzanlage (Modus II) oder durch Auftheilung (Modus III) entstanden, zeigt nun stets etwa solche Abstände vom freien durch die zweite Operation geschaffenen Cönosarcende, wie sie den üblichen Abständen distaler Ringe vom Terminus überhaupt entsprechen, in so fern kann man sagen, dass dieser neue distale Ring örtlich in normaler Weise bestimmt werde; was aber ganz und gar nicht normal ist, das ist sein Abstand vom belassenen proximalen Ring, der durch die distale

Neubildung zum definitiven proximalen Ring geworden ist; dieser Abstand oder, wenn wir es anders ausdrücken wollen, der Abstand des nunmehr definitiven proximalen Ringes vom Terminus ist zu klein, und das ist eben das Seltsame, das seltsam Zweckmäßige an dem ganzen Geschehen, dass in den für die Reparation eines bestimmten Individuum normalen Abständen nun kein Proximalring angelegt wird; die Anwesenheit eines zwar relativ-abnorm liegenden, aber doch normal gestalteten Proximalringes verhindert die Bildung eines neuen dort, wo sie sonst zu geschehen hätte. Die so geschaffene proportionale Abnormität gleicht sich später am Hydranthen durch regulative Wachstumsvorgänge offenbar aus, wenigstens waren fertige nach Modus II oder III gebildete Hydranthen von normal reparierten nicht zu unterscheiden.

So hätten wir also das allgemeine Resultat gewonnen, dass die Qualität der von einer Endfläche am Tubulariastamme ausgelösten Reparativwirkung von seinem reparativen Zustand abhängt, und zwar, trotz erheblicher Verschiedenheiten im Einzelnen (unsere Modi I bis IV), so von ihm abhängt, dass abnorme Definitivbildungen ausgeschlossen sind.

Über den Grund der Verschiedenheit der angewendeten Modi zum Ausgleich der gestörten Reparation bin ich leider nicht in der Lage, etwas zu sagen; der seltsamste aller, gleichsam eine erste Resignation, der aber später doch erfolgreiche neue Inangriffnahme folgt, ist wohl der Modus IV, der Auflösungsmodus; hier allein löst wirklich die durch die zweite Operation geschaffene Endfläche in typischer Weise die Bildung zweier Anlageringe aus, aber erst, nachdem sie die vorhandene Proximalanlage beseitigt hatte. Zu Hydranthen mit drei Tentakelringen, kurz zu Abnormbildungen kommt es nie.

Das stete Erreichen normaler Endbildung bei Störungen des normal-reparativen Verlaufes sehe ich als Hauptergebnis meiner vierten Versuchsreihe an; die Wege zum Ziel sind individuell verschieden, aber das Resultat ist dasselbe, nämlich seine Erreichung.

Wie alle meine experimentellen Arbeiten aus den letzten sechs Jahren ist auch diese in der Zoologischen Station zu Neapel entstanden. Der Hamburgischen Oberschulbehörde gebührt fortdauernd mein aufrichtiger Dank für Überlassung des Hamburgischen Arbeitstisches daselbst.

Vor Allem aber möchte ich am Schlusse gerade dieser Arbeit, welche zu einer für die Zoologische Station so festlichen Zeit, zur Zeit der Feier ihres fünfundzwanzigjährigen Bestehens, vollendet worden ist, recht herzlich allen Denen danken, von denen ich während meiner Arbeitszeit hier in Neapel Förderung und Entgegenkommen genossen habe. An erster Stelle habe ich Dank zu sagen dem unerschrockenen Erbauer und Leiter der Station selbst, Herrn DOHRN, und seinem ersten und ältesten Mitarbeiter, Herrn EISIG; sodann vor Allem Herrn LO BIANCO und Herrn SCHÖBEL, aber auch Vielen, die ich nicht nenne.

Diese wenigen Dankesworte mögen genügen, und es mag hier an Stelle vieler Lobesworte auf die Station nur noch das Eine gesagt sein, dass sehr viele biologische Experimentaluntersuchungen, von mir und von Anderen, wo anders als an der Zoologischen Station zu Neapel gar nicht hätten ausgeführt werden können.

Neapel, 3. Mai 1897.

Litteraturverzeichnis.

- ELIZABETH E. BICKFORD, Notes on Regeneration and Heteromorphosis of Tubularian Hydroids. Journ. Morph. IX. 1894.
 HANS DRIESCH, Referat über E. E. BICKFORD etc. Dieses Archiv. II. 1895.
 Derselbe, Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. XLI. Jubelband. 1896.
 JACQUES LOEB, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I. Über Heteromorphose. Würzburg 1891.
-

Transplantationsversuche an Lumbriciden.

Morphologie und Physiologie der Transplantationen.

Von

Ernst Joest,

approb. Thierarzt, Assistent am zoolog. Institut der Universität Marburg.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.

Mit Tafel VI—VII und 18 Figuren im Text.

Eingegangen am 3. Juni 1897.

Einleitung.

Eine Reihe von Fragen der Entwicklungsgeschichte, wie der Biologie im Allgemeinen, sind nur unter Zuhilfenahme von Experimenten zu lösen, welche gestatten, die normalen Bedingungen in bestimmter Weise zu modificiren. Von diesem Gesichtspunkt ausgehend schuf Roux durch seine Forschungen einen besonderen Zweig der gesammten Entwicklungslehre, die Entwicklungsmechanik. Das Objekt, welches den entwicklungsmechanischen Experimenten in erster Linie diene, war der Embryo auf einer frühen Stufe seiner Entwicklung. Neuerdings, im Jahre 1894, wurden von BORN dagegen vorzüglich etwas ältere Entwicklungsstadien zu bestimmten Experimenten benutzt; er brachte Theilstücke von Amphibienlarven in verschiedener Orientirung zur Verwachsung. Durch die sehr erfolgreichen Versuche BORN's wurde der Forschung ein neues, bisher noch kaum betretenes Gebiet des biologischen Experiments erschlossen.

Es lag nahe, ähnliche Versuche, die ich mit VÖCHTING (95) und WETZEL (99) als Transplantationsversuche bezeichnen möchte, auch

an anderen Thierformen anzustellen. Weitere Gesichtspunkte mussten sich ergeben, wenn es gelang, dauernde Verwachsungen auch mit Theilstücken von nicht mehr in der Embryonalentwicklung stehenden, also mit endgültig differenzirten Geweben versehenen Thieren zu Stande zu bringen. Es konnten dabei zunächst nur solche Formen in Betracht kommen, die ein gut entwickeltes Regenerationsvermögen besitzen, bei denen also die Gewebe entweder dauernd auf einer gewissermaßen embryonalen Stufe stehen bleiben (Hydra), oder bei denen die Gewebe leicht auf gewisse äußere Eingriffe und Reize hin in einen mit der Rückkehr zum embryonalen Zustand vergleichbaren organbildenden Wucherungsprocess einzutreten vermögen.

Die im Sommer 1895 publicirten »Transplantationsversuche an Hydra« von G. WETZEL (99) zeigten, dass die Transplantation bei unserem außerordentlich regenerationsfähigen Süßwasserpolyphen leicht zu bewerkstelligen sei.

Auf die bedeutende Reproduktionsfähigkeit der Regenwürmer durch die im hiesigen zoologischen Institut ausgeführten Regenerationsversuche RIEVEL's (83) aufmerksam gemacht, unternahm ich im Sommer 1895, angeregt durch Herrn Prof. Dr. KORSCHULT, erfolgreiche Versuche, Theilstücke von Regenwürmern zur Verwachsung zu bringen.

Den Ausgangspunkt dieser Versuche bildete eine Beobachtung RIEVEL's (83), welche sich auf die Verklebung der Wundflächen zweier zur Regeneration in ein Gefäß gebrachten Theilstücke von *Allol. terrestris* bezog. Es handelte sich dabei um ein Kopf- und ein Schwanzstück, welche Stücke von verschiedenen Thieren herstammten. Die Theilstücke hatten sich so vereinigt, dass sie eine Längsdrehung von 90° gegen einander zeigten. Nach 4 Tagen starben die Stücke ab.

Von dem oben genannten Zeitpunkt an bis jetzt habe ich meine Untersuchungen, deren Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit zum Theil niedergelegt sind, fast ununterbrochen fortgeführt.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. Dr. KORSCHULT, für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für das Interesse, welches er stets meinen Untersuchungen entgegenbrachte und für die vielfache liebenswürdige Unterweisung meinen Dank auszusprechen.

Material und Methoden.

Bei Versuchen, wie sie in dieser Arbeit beschrieben sind, spielt die Ausbildung der Methodik eine Hauptrolle. Es kommen dabei zwei Punkte hauptsächlich in Frage: 1) die Art und Weise der Operation, und 2) das Halten der operirten Thiere. Auf den zweiten Punkt ist ein fast noch größeres Gewicht zu legen, als auf den ersten, hängt doch die Gewinnung guter Resultate in erster Linie davon ab, dass die Thiere nach der Operation ein gewisses Alter erreichen. Ich habe mich von vorn herein bemüht, die Technik, so weit nur möglich, zu vervollkommen, und diesem Bestreben verdanke ich auch das gute Gelingen der meisten Versuche. Ich möchte noch bemerken, dass die Zahl der von mir operirten Thiere über 1200 beträgt.

1. Material und Methodik der Zusammensetzung.

Zu meinen Versuchen habe ich im Laufe der Zeit fast sämtliche hier vorkommende Lumbricidenspecies verwandt, deren Bestimmung nach den Monographien von ROSA (87) und BEDDARD (7) vorgenommen wurde, und zwar beziehe ich mich besonders auf den letztgenannten Autor¹⁾.

¹⁾ Nach Niederschrift dieser Arbeit erhalte ich die soeben erschienene Publikation HESCHELER's (53a), »Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern«, in welcher der Autor den Vorwurf erhebt, dass in der von Herrn Prof. Dr. KORSCHULT über meine Versuche veröffentlichten vorläufigen Mittheilung (59) die Bestimmung der verwendeten Species nach einer veralteten Methode vorgenommen sei. Jene vorläufige Mittheilung erschien kurze Zeit nach dem Beginn meiner Versuche und hatte lediglich den Zweck, festzustellen, dass es möglich sei, lebende Theilstücke von Regenwürmern zur Verwachsung zu bringen. Sämmtliche bis zu der Veröffentlichung der vorläufigen Mittheilung angestellten Versuche waren mehr orientirender Natur. Auf die Litteratur wurde zunächst nicht Rücksicht genommen, und für die verwendeten Würmer wurden einfach die gebräuchlichen Namen angegeben; auf eine genaue Bestimmung nach der neueren Litteratur kam es zunächst nicht an. Als ich zu Beginn des Jahres 1896 an eine mehr systematische Bearbeitung des mir gestellten Themas ging, nahm ich vor Allem eine genaue Bestimmung der verwendeten Species nach den Monographien von ROSA (87) und BEDDARD (7) vor. Dies geschah übrigens auch in der aus dem hiesigen zoologischen Institut hervorgegangenen Arbeit RIEVEL's (83), welche bereits vor etwa einem halben Jahr erschien.

In jenem Vortrag (59) wurden von Herrn Prof. Dr. KORSCHULT auch einige einleitende Bemerkungen über das Regenerationsvermögen der Lumbriciden

Zur Verwendung kamen folgende Arten:

Allolobophora caliginosa Savigny

» *terrestris* »

» *cyanea* »

» *foetida* »

» *chlorotica* »

Lumbricus rubellus Hoffm.

Die genannten Species sind aber keineswegs alle in gleichem Maße für unsere Zwecke brauchbar.

Weitaus am besten eigneten sich zu Transplantationsobjekten *Lumbricus rubellus* und *Allolobophora terrestris*. Diese beiden Species besitzen ein ausgezeichnetes Wundheilungs- und Regenerationsvermögen, verbunden mit einer enormen Lebenszähigkeit.

Was die erstgenannte Eigenschaft anbelangt, so diene beiläufig folgender Fall zur Illustration. Im Winter 1895/96 fand ich unter einer Anzahl von Würmern eine *Allol. terrestris*, welche eine merkwürdige fast rechtwinklige Knickung des Körpers zeigte (Fig. 1). Die Knickungsstelle lag etwa in der Mitte des Körpers, die Konkavität der Knickung befand sich dorsal. Die Deformität war dem Thier beim Kriechen sehr hinderlich. Der Körper lag dabei auf eine kurze Strecke in der Gegend der Einknickung auf der einen oder anderen Seite.

Das konservierte Thier zeigte eine Narbe an der Dorsalseite, welche neun Segmente umfasste und nach beiden Seiten sich bis zu den seitlichen Borstenreihen erstreckte. Diese Narbe musste von einer Wunde herrühren, welche dem Körper an der Dorsalseite einen bedeutenden Substanzverlust in der Ausdehnung von neun Segmenten

gemacht, welche hauptsächlich zur Orientirung für den nicht aus Fachgenossen bestehenden Zuhörerkreis bestimmt waren. HESCHELER nimmt auch auf diese Bemerkungen Bezug, da es ihm selbst nicht gelang, in der dort demonstrierten Weise die aus verhältnismäßig wenig Segmenten bestehenden Theilstücke zur Regeneration des Vorderendes zu bringen. Hier kann auf diesen Punkt nicht eingegangen werden, da dies ausführlicher an anderer Stelle geschehen soll; doch sei nochmals ausdrücklich hervorgehoben, dass die Regeneration an den kleinen Theilstücken in der angegebenen Weise beobachtet wurde. — Besonders erwähnen möchte ich nur das von mir beobachtete und schon in RIEVEL's Arbeit (83, pag. 327) abgebildete sehr instruktive Theilstück einer *Allol. terrestris*, welches zu den in jenem Vortrag erwähnten Demonstrationsobjekten gehörte. Es bestand aus acht, dem vorderen Körperdrittel entstammenden Segmenten und war in ein langes Kopf- und Schwanzende ausgewachsen.

beigebracht hatte. Diese Wunde hatte sich bei der Heilung besonders in der Längsrichtung des Körpers so bedeutend verkleinert, dass ihre Breite an der Dorsalseite kaum größer ist als die eines normalen Segmentes. Die Folge dieser Retraktion war eine starke Einknickung des Körpers, wie wir sie in der Abbildung vor uns sehen. — Außer diesem besonders interessanten Exemplar habe ich noch häufig Thiere gefunden, welche in der freien Natur geheilte Wunden besaßen, wie umfangreiche Narben bewiesen.

In Bezug auf die Lebensfähigkeit steht *Allol. terrestris* obenan (vgl. Anhang II dieses Kapitels), und desshalb benutzte ich diese Species auch meist bei solchen Versuchen, die hohe Ansprüche an die Widerstandskraft der Versuchsthiere stellten. Im Großen und Ganzen gab ich jedoch *Lumbricus rubellus* den Vorzug. Diese Species besitzt, wie es scheint, ein noch höheres Regenerations- und Wundheilungsvermögen als *Allol. terrestris*. Es ging dies schon aus der Thatsache hervor, dass die Versuchsgruppen, bei welchen *Lumbricus rubellus* verwandt worden war, im Allgemeinen einen viel höheren Procentsatz gelungener Vereinigungen aufwiesen als die mit *Allol. terrestris* angestellten Versuche¹⁾. Auch HESCHELER (53) konnte konstatiren, dass *Lumbricus rubellus* rascher regenerirt als *Allol. terrestris*.

Ich hatte noch eine weitere Veranlassung, *Lumbricus rubellus* im Allgemeinen vorzuziehen. *Lumbricus rubellus* ist nämlich unter den von mir benutzten Regenwurmartens die einzige, die bei der Betäubung am besten ihren normalen Kontraktionszustand bewahrt, während *Allol. terrestris* bei mäßiger Betäubung in Chloroformwasser eine, ich möchte sagen, krampfartige Kontraktion des ganzen Körpers zeigt. Der ganze Wurm wird steif, und beim Durchschneiden quellen die Eingeweide stark hervor. *Allol. cyanea* zeigt dagegen beim Chloroformiren eine derartige Erschlaffung ihrer Muskulatur, dass ihr Körper vollständig, wie ein leerer Sack, zusammenfällt.

Von den übrigen Species waren noch *Allol. caliginosa* und

¹⁾ Es dürfte hier wohl auch eine Bemerkung interessiren, die ich in Bezug auf die Zeit, innerhalb welcher die Pigmentirung der nach einfacher Dekapitation auftretenden Kopfregerate bei den hier besonders in Frage stehenden Arten auftrat, zu machen Gelegenheit hatte. Bei zwei Exemplaren von *Lumbr. rubellus* verflossen ca. 20 Tage, bei zwei Exemplaren von *Allol. terrestris* (unter gleichen Umständen) ca. 40 Tage seit dem ersten Auftreten der Regenerate bis zur normalen Pigmentirung derselben. *Allol. terrestris* gebraucht also die doppelte Zeit wie *Lumbr. rubellus* bis zur vollen Pigmentirung der Regenerate.

Allol. cyanea leidlich verwendbar. *Allol. cyanea* zeigte, abgesehen von dem oben aufgeführten Verhalten gegenüber der Narkose, leider eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit, so dass die meisten mit ihr angestellten Vereinigungen zu Grunde gingen. Es war dies um so betrübender, als gerade diese Species ihrer sehr charakteristischen hellen Färbung wegen sich besonders zu heteroplastischen Vereinigungen mit den dunkelgefärbten Species vorzüglich eignete. Einige wenige derartige Vereinigungen zu erhalten ist mir auch gelungen.

Merkwürdig ist die äußerst geringe Verwendbarkeit der *Allol. foetida* zu Transplantationsversuchen, hat doch gerade diese Art nach den Angaben von MORGAN (76) und HESCHELER (53), und wie ich mich auch selbst zu überzeugen Gelegenheit hatte, ein gut entwickeltes Regenerationsvermögen. Ich glaubte zuerst die geringe Widerstandsfähigkeit, die sich bei den operirten und in feuchtem Fließpapier gehaltenen Thieren kund gab, auf den Aufenthalt in diesem ungeeigneten Medium zurückführen zu sollen und brachte die Thiere in Folge dessen unter möglichst natürliche Bedingungen dadurch, dass ich sie wieder in die Komposterde, der sie entnommen waren, hineinsetzte. Aber in beiden Fällen starben sämtliche Thiere in wenigen Tagen ab. Ich kann mir diese Thatsache, zusammengehalten mit den übrigen guten Zuchtresultaten, nicht erklären.

Was endlich *Allol. chlorotica* anbelangt, so habe ich nur mit wenigen (5) Exemplaren dieser Art experimentirt. Dieselbe kommt in Marburg, wie es scheint, nicht vor; denn ich habe hier unter den vielen Würmern, die mir durch die Hand gingen, niemals eine *Allol. chlorotica* gefunden. Zu den wenigen Exemplaren gelangte ich gelegentlich eines Ferienaufenthaltes im Rheinland. Sämtliche Versuche mit diesem eigenartig gefärbten Wurm lieferten leider ein negatives Resultat.

Von den genannten Arten wurden zu meinen Versuchen meist nur kleine und mittelgroße (besonders letztere) Exemplare, die ihre Jugend durch den Mangel eines Clitellums dokumentirten, gewählt. Ausgewachsene, geschlechtsreife Thiere kamen fast nur bei wenigen bestimmten Versuchsreihen zur Verwendung. Diese Auswahl der Thiere garantierte bei der bekannten besseren Regenerationsfähigkeit junger Thiere einen größeren Erfolg. Außerdem wird dadurch die zur mikroskopischen Untersuchung nöthige Zerlegung in Schnittserien bedeutend erleichtert.

Bevor die Thiere zur Operation gelangen können, werden sie

erst in bestimmter Weise vorbereitet. Es handelt sich dabei um die Entleerung des Darmkanals, was für fast alle Thiere erwünscht ist, für manche aber unerlässlich erscheint. Unterlässt man die Entleerung des Darmes, so quillt einerseits beim Durchschneiden der Thiere der erdige Inhalt massig hervor und verunreinigt die Wunde, andererseits kann, falls die Darmkommunikation zwischen den Theilstücken nicht in den ersten Tagen nach der Operation eintritt, der sich vor der Operationsstelle anhäufende Inhalt eine Darmruptur und damit den Tod des betr. Thieres herbeiführen.

Ich versuchte die Darmentleerung zunächst auf die Weise, dass ich die Thiere in feuchtes Fließpapier einsetzte. In wenigen Tagen haben sie sämmtliche Erde von sich gegeben, dafür aber von dem Fließpapier aufgenommen, welches sich im Darm zu kleinen stecknadelkopfgroßen Kugeln zusammenballt. Auf diesem Wege erreichte ich ganz gute Resultate. Diese Methode reichte indessen nicht aus, wenn es sich um Vereinigung zweier Kopfstücke oder ähnliche Versuche handelte. Ich verfiel daher auf den Gedanken, die Thiere in feuchter Leinwand zu halten. Hiervon können sie nichts aufnehmen, und ihr Darm ist in wenigen Tagen ganz leer¹⁾.

Die in der beschriebenen Art und Weise vorbehandelten Würmer werden chloroformirt und dann der eigentlichen Operation unterworfen.

Im Beginn meiner Untersuchungen experimentirte ich mit nicht betäubten Thieren. Diese Methode erwies sich jedoch als sehr ungünstig. Die Thiere machen außerordentlich lebhafte Bewegungen, so dass man gezwungen ist, sie mit der Hand oder einer Pincette zu fixiren, was natürlich nicht von Vortheil für sie sein kann. Der Hauptnachtheil dieser Methode besteht jedoch darin, dass bei den heftigen Krümmungen der Thiere eine genau bestimmte Vereinigung in den wenigsten Fällen zu ermöglichen ist, und so die Exaktheit der Versuche sehr leidet.

Ich versuchte dann die Thiere mit Chloroformdämpfen zu betäuben, indem ich sie in eine große flache, mit Deckel verschließbare Glasschale brachte, in welcher eine kleine Schale mit Chloroform durchtränkter Watte aufgestellt war. In wenigen Augenblicken waren die Würmer betäubt und konnten zur Operation verwandt

¹⁾ Dieses Verfahren wandte ich auch dann wieder an, wenn die Thiere zum Zwecke histologischer Untersuchung konservirt werden sollten. Ich kann dasselbe allen Denjenigen, die sich mit histologischen Studien am Regenwurm beschäftigen, sehr empfehlen.

werden. Der Nachtheil dieser Methode besteht darin, dass die Würmer zu stark von den Dämpfen angegriffen werden; außerdem bedecken sie sich mit einem zähen Schleim, der den Experimentator ziemlich stört.

Bedeutend bessere, ja fast ideal zu nennende Resultate liefert die Betäubung mit gesättigtem Chloroformwasser, eine Methode, die meines Wissens in primitiver Weise zuerst von PERRIER (60) angewandt wurde. Nach SCHMIDT (88 a) löst sich in 100 g Wasser bei 17,5° C 0,712 g Chloroform. Diese Lösung, welche mit gewöhnlichem Leitungswasser hergestellt wurde, riecht ganz schwach nach Chloroform und zeichnet sich dadurch aus, dass sie, im Gegensatz zu den Dämpfen, die Würmer sehr wenig angreift, wie man es ja bei der äußerst schwachen Lösung des Chloroforms auch nicht anders erwarten dürfte. Die Betäubung wurde in einer mittelgroßen Glasschale in einfachster Weise so vorgenommen, dass die Thiere in die Lösung hineingeworfen wurden. Zuerst treten natürlich auch mehr oder weniger heftige Bewegungen auf, die aber lange nicht so stark sind wie bei der Anwendung von Chloroformdämpfen. Dann sieht man Zuckungen des Körpers, und nach 1—1½ Minuten ist der Wurm vollkommen bewegungslos. Nach 1½—2 Minuten löst sich der Kontraktionszustand des Körpers, und der stark gekrümmte Wurm streckt sich aus. Größere Exemplare erfordern etwas längere Zeit bis zur völligen Narkose. Bei einer Chloroformeinwirkung bis gerade zu dem Augenblick, da die Bewegungen erlöschen, dauert die Narkose 7—10 Minuten, also mehr als lange genug, um die Operation in Ruhe ausführen zu können. Nach Ablauf dieser Zeit zeigt der Wurm zuerst ganz schwache, bald aber stärker werdende Bewegungen, bis er nach Ablauf einer halben Stunde seine völlige Beweglichkeit wieder gewonnen hat. Blieben die Würmer länger als 1½—2 Minuten in der betäubenden Flüssigkeit, so ließ das Erwachen natürlich länger auf sich warten. Verlängerte ich die Einwirkungs-dauer bis auf 3—4 Minuten, so erwachten die Würmer nicht wieder, sie starben. Das Verhalten der einzelnen Arten gegenüber dem Chloroform wurde bereits oben erörtert.

Bei meinen Versuchen narkotisirte ich die Thiere natürlich nur so weit, dass ihre Bewegungen mich bei der Operation nicht mehr behinderten. Bemerken will ich noch, dass das zur Verwendung gelangende Chloroform möglichst tadellos sein muss. In älterem schlecht aufbewahrtem Chloroform findet sich häufig Salzsäure, die selbst in dem stark verdünnten Zustand, wie sie im Chloroformwasser

sich dann findet, einen schädigenden Einfluss auf die Thiere auszuüben scheint, wie ich es bei einer ganzen Anzahl von Thieren, die mit solchem Chloroform behandelt worden waren, sehen konnte. Die Cuticula des Körpers war theilweise blasig abgehoben und hatte ihren Glanz eingebüßt. Dieser Befund steht im Einklang mit der Angabe KULAGIN's (63), dass die Cuticula der Regenwürmer in schwacher Salzsäure sich löst.

Auch die von FRIEDLAENDER (43) empfohlene Betäubung mit 4—5%igem Alkohol habe ich versucht. Diese Methode ist aber im Vergleich zu der Chloroformnarkose viel zu langwierig. Auch scheinen die Würmer vom Alkohol mehr angegriffen zu werden als vom Chloroform. Nach den Angaben FRIEDLAENDER's tritt fast vollständige Bewegungslosigkeit erst nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde auf, je nach der Größe der Thiere. Nach 6—24 Stunden haben sich die Thiere vollständig erholt. FÜRST (46), der mit 5—7%igem Alkohol arbeitete, giebt an, dass die Würmer erst nach 5—6 Stunden »schlaf und bewegungslos« werden. Diese Angaben werden genügen, um zu zeigen, wie große Vortheile die Betäubung mit Chloroformwasser gegenüber derjenigen mit Alkohol bietet.

Die Operation selbst wurde in folgender Art und Weise vorgenommen:

Auf einer mit feuchtem Fließpapier bedeckten Glasplatte wurden die zu transplantirenden Theilstücke mittels scharfer Schere den narkotisirten Thieren entnommen. Die Vereinigung geschah mittels feiner Seidenfäden (engl. Ligaturseide, Stärke Nr. 1), die mit Hilfe einer kleinen, stark gebogenen, chirurgischen Nadel durch die Wundränder durchgezogen und dann in gewöhnlicher Weise geknotet wurde. Von Wichtigkeit ist dabei, dass die Nähte nur durch die Leibeswand gelegt werden. Verletzungen innerer Organe sind nach Möglichkeit zu vermeiden. Die Befolgung dieser Vorschrift allein garantirt eine rasche und normale Verwachsung der inneren Organe. Bei den meisten Versuchen genügten vier solcher Nähte. Während der ganzen Operation wurde ein Anfassen der Theilstücke mit der Hand möglichst vermieden.

Die Nähte erfüllen im Allgemeinen ihren Zweck, die Theilstücke so lange zusammenzuhalten, bis die Verklebung resp. die Verwachsung eingetreten ist, in der vorzüglichsten Weise. Ich habe deshalb auch andere Methoden der Vereinigung überhaupt nicht versucht. Besondere Modifikationen dieser Methode sind bei den einzelnen Abschnitten erwähnt.

Ich möchte hier bemerken, dass die Vereinigung von Regenwürmern durch Nähte schon 1829 von MORREN (78) ausgeführt worden ist. Auch RIEVEL (83) versuchte die Aneinanderheftung von Regenwurmbruchstücken durch die Naht.

Bei gewissen schwierigeren Versuchen (Vereinigung von Kopfstücken) war ich gezwungen, eine besondere Art der Vereinigung durch die Naht anzuwenden, weil die gewöhnlichen Seidennähte stets ausrissen. Es ist dies die sog. »umschlungene Naht«, wie sie von Chirurgen bei Wunden, die eines besonders sorgfältigen Verschlusses bedürfen, häufig angewandt wird. Man legt quer durch die Wundränder eine gerade Nadel (ich verwandte mit Vortheil dünne Silber- resp. Platindrähte) und umwickelt die hervorstehenden freien Enden der Nadel mit einem Seidenfaden in bestimmter Weise. Auf diese Weise wird ein besonders guter und exakter Wundverschluss erzielt und zugleich die Angriffsstelle der Naht an den Wundrändern vergrößert, so dass ein Ausreißen derselben nicht so leicht erfolgen kann.

2. Haltung der operirten Würmer.

Die auf die beschriebene Art und Weise operirten Thiere wurden in Gefäße mit feuchtem Fließpapier (Filtrirpapier) eingesetzt. Die Gefäße bestanden aus gewöhnlichen cylindrischen Wassergläsern und wurden mit einem Glasdeckel lose verschlossen, so dass die Luft Zutritt hatte. Um eine nicht allzugroße Anzahl von Gefäßen benutzen zu müssen, vereinigte ich 4—6 in gleicher Weise operirte Thiere zusammen in je einem Gefäß und versah dasselbe mit der fortlaufenden Nummer des Versuchs. Unter dieser Nummer wurde der betr. Versuch sofort mit genauen Notizen über die Art und Weise der Operation etc. in meine Tagebücher eingetragen, und zwar jeder Versuch auf eine besondere Seite, auf welcher dann das Ergebnis der jeweiligen Kontrolle fortlaufend vermerkt wurde.

Das Fließpapier wurde mit Leitungswasser getränkt. Andere Substanzen kamen nicht in die Gefäße hinein.

Die Nähte stoßen sich für gewöhnlich im Verlauf der ersten 5—8 Tage nach der Operation von selbst ab. Nur selten bleiben sie länger liegen und müssen dann mit der Schere entfernt werden.

Was die Kontrolle der in Fließpapier gehaltenen Thiere anbelangt, so geschah dieselbe in den ersten Tagen nach der Operation täglich, besonders aus dem Grunde, um etwa abgestorbene Exemplare rasch zu entfernen. Verbleiben letztere auch nur kurze Zeit mit den gesunden Thieren zusammen, so werden diese bald inficirt.

Später, nach Eintritt der Darmkommunikation, kann die Kontrolle alle 2—3 Tage geschehen; noch später kann man sogar 4—5 Tage warten. Besonders werthvolle Objekte habe ich stets alle 2—3 Tage kontrollirt.

Wie bereits oben bemerkt wurde, benagen die Würmer das Fließpapier, so dass ihr Darm bald mit zahlreichen kugeligen Fließpapierballen erfüllt ist. Dass die Thiere aus der Aufnahme des Fließpapiers für ihre Ernährung irgend welchen Nutzen ziehen, erscheint mir fraglich; wir müssten denn annehmen, dass die Regenwürmer zur Verdauung von Cellulose befähigt seien, was DARWIN (29) auch glaubt. Dagegen spricht aber die Thatsache, dass die Fließpapierballen als weiße Kugeln wieder abgesetzt werden. Ihre Oberfläche erscheint glatt. Ich habe diesen »Fließpapierkoth« auch der mikroskopischen Untersuchung unterworfen, wobei sich ergab, dass die einzelnen Fasern (auch in der Peripherie der Ballen) ziemlich intakt und durchaus nicht »verdaut« erschienen. Auch FRIEDLAENDER (43) ist der Ansicht, dass das Fließpapier unverdaulich ist. Auf die Frage, wie lange man Würmer in Fließpapier halten kann, werde ich unten noch zurückkommen.

Auch in feuchter Leinwand lassen sich Würmer, wie ich schon oben bemerkte, ganz gut halten. Ihr Darm bleibt leer.

Bei einer Anzahl von Versuchen (Vereinigung von Kopfstücken u. A.) ist weder der Aufenthalt der Versuchsthiere in Fließpapier noch in Leinwand angebracht, wie mich zahlreiche misslungene Experimente lehrten. Bei diesen Versuchen waren hauptsächlich zwei wichtige Postulate zu erfüllen. Es musste 1) der Darm durchaus leer bleiben, und 2) äußerlich jedes Hindernis und jede raue Fläche fern gehalten werden; letzteres aus dem Grunde, weil den vereinigten nach verschiedenen Richtungen strebenden Theilstücken kein Anhaltspunkt für ihre Bewegungen gegeben werden durfte. Aus denselben Gründen brachte ich stets auch nur einen Wurm in ein Gefäß. Solche Versuchsthiere hielt ich in »feuchter Kammer«, die ich mir auf einfachste Weise aus einem Wasserglas herstellte. Nachdem das Versuchsthier in das leere, nur eine minimale Menge Wasser enthaltende Glas gebracht worden war, klemmte ich nahe dem oberen Rande kreuzweise zwei dünne Holzstäbchen zwischen den Wänden des Glases fest und brachte zwischen Holzstäbchen und Deckel eine mehrfache Lage feuchten Fließpapiers. Diese einfache feuchte Kammer erfüllte vollständig ihren Zweck. Die so gehaltenen Thiere bedürfen aber einer besonders genauen Kontrolle.

Täglich muss das Glas sorgfältig ausgespült werden, da das betreffende Versuchsthier sonst bald zu Grunde geht. Wahrscheinlich häufen sich am Boden des Glases um den Wurm herum bald dessen Exkrete, Zersetzungsprodukte, Mikroorganismen an, denen das Thier nicht zu entgehen vermag.

Die meisten der in Fließpapier gehaltenen Versuchsthiere wurden nach 3—4 Wochen, oder auch noch später, in Humuserde eingesetzt, in welcher sie bis zur Beendigung des Versuches verblieben. Auch hier wurden die Wassergläser weiter benutzt, indem ich einfach das Fließpapier durch Erde ersetzte. Die Würmer graben sich meist sofort in die Erde ein; oft findet man nach einigen Tagen schon Haufen erdigen Kothes auf der Oberfläche, ein Beweis dafür, dass sich der Darm mit Erde gefüllt hat. Es ist von jetzt ab nur erforderlich die Erde feucht zu erhalten. Nahrungsstoffe brauchen nicht gereicht zu werden; doch deponirte ich meist auf der Oberfläche der Erde einige zerpfückte frische oder welke Blätter, die zum Theil bald von den Würmern in ihre Löcher hineingezogen und angefressen wurden. Auf diese Weise halte ich einzelne Würmer schon nahezu 2 Jahre. Alle 2 bis 3 Monate, im Winter in noch längeren Zwischenräumen, wurde neue Erde gegeben.

An dieser Stelle möchte ich noch erwähnen, dass ich zwei Winter hindurch ein zahlreiches Wurmmaterial für meine Versuche hielt. Die Würmer wurden im Oktober zu je 100 Stück in große irdene Töpfe (Blumentöpfe) in Erde eingesetzt. Sie hielten sich den ganzen Winter hindurch vorzüglich, so dass ich nie Mangel an Arbeitsmaterial hatte.

Was den Einfluss der Jahreszeit auf meine Versuche anbelangt, so stellte es sich heraus, dass nur geringe Unterschiede zwischen Sommer und Winter bestanden. Ich operirte im Winter mit fast ebenso großem Erfolg, wie im Sommer. Allerdings muss ich hinzufügen, dass sowohl die für die Operation bestimmten, wie auch die operirten Thiere im Winter im warmen Zimmer gehalten wurden. Das Frühjahr schien mir für die Versuche die günstigste Jahreszeit zu sein.

Anhang I. Einige Beobachtungen über die Autotomie bei Regenwürmern.

Auf einen Umstand, der sich bei meinen gesammten Versuchen als sehr störend erwies, möchte ich etwas näher eingehen; es ist

dies die Fähigkeit der Regenwürmer, Stücke ihres Körpers abzustossen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Selbstamputation oder als Autotomie. HESCHELER (53) war Derjenige, welcher zuerst die Aufmerksamkeit auf die Autotomie der Regenwürmer hingelenkt hat. Er führt eine ganze Reihe von Ursachen an, welche die Autotomie bewirken¹⁾. Ich habe die Autotomie der Regenwürmer nicht zum Gegenstand besonderer Studien gemacht; im Verlauf meiner Untersuchungen hatte ich indessen Gelegenheit, die in Frage stehende Eigenschaft der Würmer mehr als genug kennen zu lernen. Ich will im Folgenden nur kurz auf einige Beobachtungen eingehen, die ich während meines fast zweijährigen Experimentirens mit Regenwürmern machen konnte.

Im Anfang meiner Versuche verlegte ich die Operationsstelle bei den meisten Thieren ziemlich in die Mitte des Körpers. Ich machte dabei die Bemerkung, dass häufig noch während der Operation das Kopfstück in seiner hinteren Partie nahe der Vereinigungsstelle einen mehr oder weniger großen Komplex von Segmenten abstieß. Häufig durchriss nur der Hautmuskelschlauch, während der Darm noch im Zusammenhang verblieb. Die Abstoßung vollzog sich folgendermaßen: Zuerst bildete sich eine immer stärker werdende Einschnürung. An der tiefsten Stelle derselben erfolgte oft plötzlich, oft langsamer die Durchtrennung des Körpers. Stets befand sich die Trennungsstelle auf der Grenze zweier Segmente.

Der betreffende Versuch war jedenfalls durch die Autotomie vollkommen gestört. Häufig wiederholte sich dieselbe mehrere Male hinter einander; in anderen Fällen kam es erst im Verlauf des ersten Tages oder der nächsten Zeit nach der Operation zur Durchtrennung des Körpers. Viele Versuche, wie z. B. die Darstellung von verlängerten Thieren, von Ringen etc. wurden in Folge der fast konstant eintretenden Autotomie fast unmöglich gemacht. Am Schwanzstück fand nur verhältnismäßig selten Amputation statt; wenn es geschah, so lösten sich nur Theile seines hintersten Endes ab; die

¹⁾ Die soeben erschienene Arbeit HESCHELER's: »Weitere Bemerkungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern« (53a), die ich erst nach der Vollendung des Manuskriptes erhielt, bildet eine Ergänzung und Erweiterung der bereits früher von HESCHELER (53) bezüglich der Autotomie festgestellten Thatsachen. Von Wichtigkeit ist besonders die Auffindung einer vorderen Grenze der Selbstamputation. Wie aus Nachstehendem hervorgeht, konnte dieses Faktum auch von mir festgestellt werden.

Vereinigung der Theilstücke wurde hierdurch indessen niemals gestört.

Durch eine Reihe von schlechten Erfahrungen belehrt, verlegte ich die Operationsstelle von der Mitte des Körpers weiter nach vorn, dabei von der Beobachtung ausgehend, dass hier die Dicke und Widerstandsfähigkeit der Leibeswand eine größere sei. Nunmehr erzielte ich auch bessere Resultate. Operirte ich auf der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Körperdrittel, so kam eine Trennung der Vereinigung nur noch selten vor.

Was die vom Kopfstück abgeschnürten kleinen Segmentkomplexe, welche der Wundfläche des Schwanzstückes anhaften blieben, anbelangt, so konnte ich feststellen, dass dieselben meist nicht lebensfähig waren. Nur in solchen Fällen, in welchen die Amputation erst am 3. oder 4. Tage nach der Operation erfolgte, erhielten sich in vielen Fällen die abgestoßenen nur wenige Segmente zählenden Stückchen frisch und verwachsen mit dem Schwanzstück. Ich bediente mich sogar dieser Art von Autotomie mit Vortheil bei einer Versuchsreihe, um eine Transplantation eines wenige Segmente zählenden Stückchens überhaupt zu Stande zu bringen. Näheres findet sich in dem betreffenden Abschnitt angegeben.

Aus den angeführten Beobachtungen geht hervor, dass die Autotomie mit ziemlicher Sicherheit vermieden werden kann, wenn man die Operationsstelle weit genug nach vorn verlegt. Eine scharfe Grenze des nicht amputirenden Vorderkörpers konnte ich im Allgemeinen nicht feststellen.

Es fragt sich nun, welcher Umstand in den angeführten Fällen als direkte Ursache der Selbstamputation anzusehen ist. Die einfache quere Durchschneidung des Körpers zieht, wie ich mich an zahlreichen Fällen überzeugen konnte, keine Autotomie nach sich; dieselbe tritt erst ein während oder nach der Vereinigung. — Das angesetzte Schwanzstück theiligt sich erst an der Vorwärtsbewegung, wenn es vom Kopfstück angezogen wird. Das letztere erfährt dabei oft eine starke Dehnung in seinen hinteren Partien. Noch stärker wird die Dehnung, wenn die vereinigten Theilstücke gegenseitige Fluchtbewegungen ausführen. Diese Dehnung könnte auf reflektorischem Wege die Autotomie auslösen, und dies erscheint mir auch am plausibelsten. Indessen ist es auch nicht unwahrscheinlich, dass die eingelegten Nähte bei der Bewegung, oder schon das Durchstechen der Körperwand mit der Nadel einen die Autotomie auslösenden Reiz auszuüben im Stande sind.

Sämmtliche oben angeführte Arten zeigen die Autotomie. Ob bei einigen von ihnen die Fähigkeit zur Autotomie größer ist als bei andern, habe ich genauer nicht untersucht.

Autotomie in Folge der Einwirkung des Chloroformwassers auf die Thiere habe ich außerordentlich selten beobachtet. Chloroformdämpfe bedingen häufiger Autotomie.

Endlich wurde häufig die Selbstamputation beim Absterben der Würmer beobachtet. Von den vielen beobachteten Fällen sei hier nur einer genauer beschrieben.

Versuch Nr. 226. Am 7. September 1896 normale Vereinigung von Schwanzstücken nach Entfernung der fünf ersten Segmente bei *Allol. terrestris*. Am 4. Tage nach der Operation fand ich bei einem Versuchsthier das eine Theilstück im Absterben begriffen, es reagierte nur noch schwach auf Reize. An seinem aboralen Ende hat es vier Stücke (von 12—39 Segmenten) amputirt. Die Zerreißung betrifft nur den Hautmuskelschlauch. Die inneren Organe stehen noch in Zusammenhang. Die Trennung ist in allen Fällen zwischen zwei Segmenten erfolgt. Das ganze Thier, dem das betr. Schwanzstück vor der Vereinigung zugehörte, zählte 168 Segmente. Die vorderste Zerreißung fand unter meinen Augen zwischen dem 94. und 95. Segment statt. Während der Beobachtung bildeten sich weiter nach vorn noch zwei Einschnürungen, und zwar am 47. und am 55. Segment. Trotz mehrstündiger Beobachtung konnte ich an diesen Stellen eine Durchschnürung des Hautmuskelschlauches nicht beobachten.

Den Vorgang der Autotomie konnte ich an der zwischen dem 94. und 95. Segment gelegenen Einrissstelle genau verfolgen. Während der ganzen Beobachtungszeit der Durchschnürung bemerkte man ein andauerndes krampfhaftes Zucken des Körpers, hervorgerufen durch rasch auf einander folgende kräftige Kontraktionen der Längsmuskeln, besonders an der Dorsalseite. Man konnte deutlich sehen, wie der zwischen dem 94. und 95. Segment gelegene Riss, der Anfangs noch ziemlich klein war, immer größer wurde. An den Zuckungen theilte sich auch das abzuschnürende Stück (während die drei übrigen abgeschnürten Stücke abgestorben waren). Die Kontraktionen der Muskulatur an der Dorsalseite waren oft so heftig, dass die betreffenden Theile des Körpers sich nach der Dorsalseite hin krümmten.

War es nach Beobachtungen dieser Art schon wahrscheinlich, dass die Autotomie durch Muskelaktion hervorgerufen wird, so gewann diese Annahme noch mehr an Boden durch folgenden Versuch:

An einem eben abgestorbenen, aber noch nicht in Fäulnis übergegangenen Wurm wurde mittels zweier Pincetten ein Dehnungsversuch angestellt. Es zeigte sich, dass dieses Thier einen ziemlich starken Zug aushielt, ohne zu reißen, konnte es doch um mehr als die Hälfte seiner ursprünglichen Länge gedehnt werden. Bei weiterer Steigerung der Dehnung trat eine Zerreißen des Hautmuskelschlauches nahe dem aboralen Ende ein (und zwar auf der Grenze zweier Segmente). Ein ähnlicher Dehnungsversuch an einem gesunden, normalen Thier derselben Art (*Allol. terrestris*) und Größe zeigte, dass dieser Wurm bereits bei einer ganz minimalen Dehnung in den hinteren Segmenten zerriss, der beste Beweis, dass die Zugkraft z. B. bei der Autotomie der vereinigten Thiere nicht direkt, sondern indirekt als reizauslösendes Moment wirkt.

Die Autotomie ist vielmehr eine direkte Folge der Muskelthätigkeit des lebenden Wurmes. Dieser Schluss erscheint Angesichts zweier so wichtiger Thatsachen (Beobachtung der Muskelaktion und Dehnungsversuch) völlig berechtigt.

An diese und ähnliche Beobachtungen möchte ich noch folgende Bemerkungen anschließen:

1) Das Absterben des Wurmes beginnt am hinteren Ende und schreitet successive nach vorn fort.

2) Um sich der im Absterben begriffenen Theile des Körpers zu entledigen amputirt der Wurm.

Es ist ziemlich sicher, dass die Selbstamputation ein rein reflektorischer Vorgang ist, bei welchem hier als Reiz die nach dem Absterben sich bildenden Zersetzungsprodukte der Gewebe und Gewebsflüssigkeiten wirken.

Die Autotomie erfolgt nicht genau auf der Grenze zwischen abgestorbenem und gesundem Gewebe, sondern eine Strecke weit in letzterem, da einerseits für die Zerreißen die Aktion der Muskeln von zwei Seiten aus vortheilhafter ist (vielleicht kann nur so eine Zerreißen erfolgen), andererseits aber der gesunde Theil möglichst einer Infektion zu entgehen suchen muss. Kommt es bei der durch die Autotomie gesetzten Wunde von Neuem zur Infektion, so stirbt das nunmehrige hinterste Ende des Körpers auch ab, und es ist so die Veranlassung zu einer zweiten Amputation gegeben etc., bis der Process bis zur vorderen Grenze der Autotomie angelangt ist. In der Gegend dieser Grenze versucht der Wurm zwar noch zu amputiren, was durch die beobachteten Einschnürungen beim 47. resp. 55. Segment dargethan wird, aber es kann zu keiner vollständigen Durchschnürung

des Körpers mehr kommen, sei es dass im Vorderkörper die Stärke der Cuticula eine größere ist, sei es aus anderen noch unbekannten Ursachen. Wir würden also hier die Selbstamputationsgrenze in der Gegend dicht hinter dem 55. Segment zu suchen haben.

Erfolgt der Process des Absterbens so schnell, dass es nicht zur Autotomie im hinteren Theile des Wurmes kommen kann, so beobachten wir überhaupt keine Autotomie. Also eine unbedingt nothwendige Begleiterscheinung des Todes ist die Selbstamputation nicht. Bei *Lumbricus rubellus* z. B. ist das Absterben ohne Autotomie häufiger, als umgekehrt.

Anhang II. Beobachtungen betreffend die Lebensenergie der Regenwürmer.

Ich möchte hier eine Eigenschaft der Regenwürmer besprechen, der ich bei einer ganzen Reihe von Versuchen allein einen Erfolg verdanke; es ist dies die geradezu enorme Lebenszähigkeit der Würmer. Merkwürdigerweise ist über diese Eigenschaft nur wenig bekannt, und zwar wohl desshalb, weil die meisten Autoren bei ihren Versuchen die Thiere in ihrem natürlichen Element, in Erde, hielten, welche ihnen im Allgemeinen ziemlich normale Lebens- und Ernährungsbedingungen gewährte. Überstanden die so gehaltenen Würmer die Folgen der mit ihnen angestellten Versuche und regenerirten, was vielfach nicht der Fall war¹⁾, so konnte es nicht Wunder nehmen, wenn die Thiere in den mit Erde gefüllten Gefäßen sich lange Zeit hielten.

Die Autoren, welche die Würmer in einem anderen Medium, als Erde, zu halten versuchten, machten im Allgemeinen keine guten Erfahrungen.

¹⁾ Ich will hier bemerken, dass operirte Würmer, gleichgültig, welcher Art die Operation war, wenn sie sofort in Erde eingesetzt werden, in großer Zahl zu Grunde gehen, während dies nicht geschieht, wenn man sie in Fließpapier hält. Die Ursache dieser Erscheinung liegt wohl zweifellos darin, dass die Wunden in Erde viel leichter inficirt werden, als in Fließpapier. Dies erkennt auch HESCHELER '53a) in seiner soeben erschienenen Arbeit an. Derselbe hielt neuerdings seine Versuchsthiere »zum Theil« ebenfalls in feuchtem Fließpapier. »Dieses Vorgehen scheint in so fern vorthellhaft, als die Sterblichkeit bedeutend herabgemindert wird.« Hätte HESCHELER schon früher seine Würmer, und neuerdings seine sämmtlichen Würmer, nach dieser Methode behandelt, so würde er wahrscheinlich in vielen Fällen auch in Bezug auf die Regenerationsfähigkeit bessere Resultate erzielt haben.

In erster Linie verwandte man Wasser, in welchem die Würmer ganz gut eine beschränkte Zeit sich erhalten können. So berichtet HESCHELER (53), dass er Würmer bis zu 48 Tagen in reinem Wasser gehalten hätte. Diese Zeit ist aber auch, abgesehen von einer Angabe PERRIER's (80), welcher »plusieurs Lombrics de grande taille« fast 4 Monate in Wasser untergetaucht hielt, die längste, die mit genauen Daten in der Litteratur angegeben ist.

KÜKENTHAL (Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888—89) und FRIEDLAENDER (43) hielten ihre Würmer in hohen Glasgefäßen mit feuchtem Fließpapier. Die Thiere ertragen nach FRIEDLAENDER »wenigstens 2 bis 4 Wochen, und wahrscheinlich auch länger, die ungewöhnliche und sicher wenig oder gar nicht nährende Kost«. Für Versuchsthiere, welche längere Zeit gehalten werden sollen, empfiehlt FRIEDLAENDER dieselben in Erde zu setzen. RIEVEL (83) vermochte sich regenerirende Regenwürmer bis über 2 Monate in feuchtem Fließpapier zu halten. Meines Wissens war KÜKENTHAL der Erste, der die Fließpapiermethode bei Regenwürmern anwandte.

Die Erfahrungen, welche ich mit dem Halten der Würmer in Fließpapier gemacht habe, übertreffen diejenigen der genannten Autoren noch bei Weitem. Zugleich bildeten viele der so gehaltenen Würmer ein werthvolles Material zum Studium der Lebensenergie dieser Thiere.

Nachstehend gebe ich aus meinen Tagebüchern die Daten über einige in dieser Beziehung besonders interessante Versuche. Es handelt sich dabei um echte Inanitionsversuche, bei welchen die Thiere aus Mangel eines Mundes verhindert waren, irgend welche Stoffe in ihren Darm aufzunehmen. Die Versuche, bei welchen die Würmer im Stande waren Fließpapier aufzunehmen (und das sind weitaus die meisten) führe ich desshalb nicht hier an, weil dieselben bei der noch herrschenden Unklarheit über die Frage, ob die Regenwürmer Cellulose zu verdauen im Stande sind, nicht völlig einwandfrei erscheinen. Ferner übergehe ich auch die Vereinigungen von Schwanzstücken, bei welchen sich nachträglich Kopfregerate an der Vereinigungsstelle bildeten, obgleich auch hier bis zum Eintritt der Nahrungsaufnahme seitens der neuen Köpfe meist eine ziemlich lange Zeit verfloss.

Es kommen hier nur zunächst in Betracht die Vereinigungen von Schwanzstücken, bei welchen keine Kopfregerate gebildet wurden:

1) Versuch Nr. 66. — 1 Thier — Allol. terrestris, mittelgroß. —

Operation am 2. December 1895. — Am 7. Februar 1896 wurden den gut vereinigten Theilstücken die Afterenden abgeschnitten und durch Vereinigung der Wundflächen wurde ein Ring gebildet, welcher indessen am folgenden Tage durch Autotomie des einen Theilstückes wieder getrennt wurde. — Am 12. Februar 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand konservirt. Während der ganzen Beobachtungszeit (also 2 Monate 10 Tage) wurde das Thier in Fließpapier gehalten.

2) Versuch Nr. 284. — 1 Thier — *Allol. terrestris*, mittelgroß. — Operirt am 5. November 1896. — Gehalten in Fließpapier bis zum 15. Mai 1897 (also 6 Monate 10 Tage). Das Thier lebt jetzt noch und wird weiter beobachtet.

3) Versuch Nr. 285. — 2 Thiere — *Allol. terrestris*, mittelgroß. — Operirt am 5. November 1896. Das eine Thier wurde in Fließpapier bis zum 2. Februar 1897 (also 2 Monate 28 Tage), das andere bis zum 15. Mai 1897 (also 6 Monate 10 Tage) gehalten. Letztgenanntes Thier lebt jetzt noch und wird weiter beobachtet.

4) Versuch Nr. 163. (Fig. 12.) — 1 Thier — *Allol. terrestris*, mittelgroß. — Operirt am 2. Juni 1896. Am 10. Juli wurden den gut vereinigten Theilstücken die Schwanzenden bis zum 34. resp. 31. Segment der ursprünglich vollständigen Würmer entfernt und durch die Vereinigung der Wundflächen ein Ring gebildet. Am 22. August 1896 wurde derselbe in dem etwas längeren Theilstück, dicht hinter dessen Muskelmagen, durchschnitten. Bis zum 25. April 1897 lebte das Thier in Fließpapier, ohne ein Kopf- und Schwanzregenerat gebildet zu haben. Am 1. Mai 1897 fand ich das Thier todt vor. Alter also 10 Monate 23 Tage.

5) Versuch Nr. 65. — 1 Thier — *Allol. terrestris*, mittelgroß. — Operirt am 30. November 1895. Am 6. Januar 1896 wurde am Afterende des einen Theilstückes ein 28 Segmente umfassendes Stück abgeschnitten. Am 20. Januar hatte sich ein neuer After gebildet. Am 5. December 1896 fand ich das Thier abgestorben vor, nachdem es am 26. Nov. noch am Leben gewesen war. Alter also (bis auf 4 Tage) 1 Jahr. Während der ganzen Zeit wurde das Thier in Fließpapier gehalten.

Ferner ist hier der Versuch Nr. 163 anzuführen, bei welchem es sich um die Transplantation eines Leibeswandstückes auf eine orale Querwunde handelte. Regeneration des Kopfes fand auch hier nicht statt (Fig. 24). Das Thier wurde am 11. Juni 1896 operirt und lebte unverändert in Fließpapier bis zum 11. September 1896, also 3 Monate. An dem letztgenannten Tage wurde das Thier konservirt.

Endlich möchte ich hier noch zwei interessante Versuche anführen, die sich auf die Regeneration des Vorderendes beziehen. Ich erwähne dieselben hier nur in so weit, als sie in Bezug auf die Lebensenergie der Würmer in Frage kommen:

1) 1 Thier — *Allol. terrestris*. — Operirt am 17. März 1896. — Das Vorderende ist bis zum Clitellum abgeschnitten worden. Das Thier wurde mit einem andern, welches bis zum 23. Juli 1896 sieben vollständige Segmente regenerierte, in Fließpapier gehalten. Die Wunde hatte sich bald nach der Operation in typischer Weise geschlossen. Am 29. September 1896 zeigte sich an der ehemaligen Wundstelle eine kleine aber deutliche Kopfregenerationsknospe. Am 16. Okt. 1896 erschien das Thier etwas matt, es wurde in Folge dessen konservirt. Das Kopfregenerat ist noch fast ebenso klein, wie am 29. September. Es zeigt zwei bis drei kleine verkümmerte Segmente. Der Darm blieb leer, Nahrung konnte der neugebildete Kopf also nicht aufnehmen.

2) Versuch Nr. 155. — 7 Thiere — *Allol. terrestris*, mittelgroß, ohne Clitellum. — Operirt am 21. Mai 1896. Es ist das vordere Körperdrittel entfernt worden. Vor der Operation waren die Thiere 10 Tage in feuchter Leinwand gehalten worden, um die abgeschnittenen Vorderstücke (erstes Körperdrittel) zu Transplantationszwecken verwenden zu können. Die Wunden schlossen sich bald nach der Operation in typischer Weise. Bei zwei Thieren bildete sich bis zum 17. Juni ein 1 cm langes Schwanzregenerat aus. Am 2. Februar 1897 sind noch alle 7 Thiere frisch. Der Wundverschluss ist unverändert. 1 Thier wurde konservirt (Alter also 8 Monate 12 Tage). Am 18. Februar zeigte sich bei einem Thier ein deutliches kleines Kopfregenerat von vier Segmenten. Alle anderen Thiere unregenerirt. Am 25. April 1897 ergibt sich derselbe Befund. Am 1. Mai wurde ein Thier (unregenerirt) todt aufgefunden (Alter desselben also 11 Monate 4 Tage). Alle andern sind noch am Leben. Am 7. Mai sind weitere 3 Thiere (alle unregenerirt) gestorben (Alter also 11 Monate 16 Tage). Am 15. Mai 1897 sind 2 Thiere (1 mit, 1 ohne Kopfregenerat) am Leben (Alter also [bis auf 6 Tage] 1 Jahr). Der Darm des regenerirten Thieres ist leer. Nahrung kann also noch nicht von dem neugebildeten Kopf aufgenommen werden. Sämmtliche Thiere wurden während der ganzen Beobachtungszeit in Fließpapier gehalten.

Aus den vorstehenden Beobachtungen geht hervor, dass die Regenwürmer (insbesondere *Allol. terrestris*, um welche es sich in

allen beobachteten Fällen handelt) eine geradezu enorme Widerstandsfähigkeit und Lebensenergie besitzen. In sämtlichen aufgeführten Fällen handelt es sich um echte Inanitionsversuche; denn es fehlt (zwei Fälle, wo die Thiere einen vorläufig aber noch nicht funktionsfähigen Mund besitzen, ausgenommen) überhaupt ein Mund. Eine Nahrungsaufnahme war also von vorn herein überhaupt unmöglich, selbst wenn die Thiere in einem Medium gelebt haben würden, welches ihnen Nährstoffe bot, z. B. Erde. Erscheint somit die Aufnahme jeglicher Trockensubstanz ausgeschlossen, so ist es doch wahrscheinlich, dass die Würmer Wasser aufzunehmen im Stande waren, sei es durch die Haut, sei es durch den After. Das Wasser, mit welchem das Fließpapier befeuchtet wurde, war gewöhnliches Leitungswasser. Die in diesem gelösten allerdings geringen Mengen von Stoffen (Salzen) kommen somit auch den Thieren zu Gute. Aber diese Stoffe spielen bei der geringen Menge keine Rolle. Ich bemerke hier zum wiederholten Male ausdrücklich, dass in die die Würmer enthaltenden Gefäße nur das mit Leitungswasser angefeuchtete Fließpapier, sonst aber keine andere Substanz hineingebracht wurde.

Weiterhin ist bemerkenswerth, dass mit einer Reihe von Thieren, wie aus vorstehenden Daten hervorgeht, während der Inanitionsperiode noch weiter experimentirt wurde. Nicht nur ertragen sie die verschiedensten operativen Eingriffe ganz gut, sie regeneriren sogar auch noch in manchen Fällen! Ich will noch erwähnen, dass meist die Thiere völlig bewegungslos in ihrem Behältnis liegen, nur auf Reize hin führen sie träge Bewegungen aus.

Im Allgemeinen kann man, wie aus vorstehenden Versuchs-Daten hervorgeht, also annehmen, dass Regenwürmer (es ist immer *Allol. terrestris* gemeint) bei Wasserzufuhr im günstigsten Falle ungefähr ein Jahr ohne Nahrung zu leben vermögen. Leider war ich nicht in der Lage diese für die Physiologie gewiss nicht unwichtige Thatsache weiter verfolgen zu können.

Eintheilung der Transplantationen.

Bevor ich zu einer selbständigen Gruppierung meiner Versuche schreite, ist es erforderlich auf die bereits bestehenden Eintheilungen des Stoffes in Kürze einzugehen.

DELAGE (30) unterscheidet vier verschiedene Arten der Pfropfung:

I. »La pièce excisée est remise a sa place primitive.« »La greffe de la pièce excisée a une place correspondante chez un autre individu

de la même espèce ne diffère de la précédente en rien d'essentiel, mais la coaptation des parties affrontées ne saurait être aussi parfaite.»

II. »La pièce excisée est transplantée a un autre endroit chez le même individu ou chez un individu de même espèce.»

III. »La pièce excisée est fixée au point correspondant sur un individu d'une autre espèce.»

IV. »La partie excisée est fixée sur un individu d'espèce différente à une place différente.»

Dabei geht DELAGE von der Voraussetzung aus, dass das zu pfpfende Stück eine dauernde selbständige Existenzfähigkeit im freien Zustand nicht besitzt; es wird bis zur Verwachsung mit dem neuen Mutterboden von diesem nicht ernährt und muss daher bis zu dem Zeitpunkt lebensfähig bleiben können. Ein wesentlicher Unterschied zwischen Pfpfungen von Theilen desselben Individuums und solchen von verschiedenen Individuen derselben Art besteht nach DELAGE nicht.

GIARD (47) macht den Vorschlag drei Arten der Pfpfung zu unterscheiden. Er sagt: »J'appelle autoplastique la greffe d'une partie empruntée à un être vivant et soudée sur cet être lui-même. Cette greffe peut être le raccord d'une partie amputée remise en place avec ou sans changement dans son orientation ou encore la transplantation de cette partie en une région différente de l'organisme dont elle provient. Il y a greffe homoplastique, quand la greffe et le sujet greffé appartiennent à des individus différents de la même espèce; greffe hétéroplastique, quand la greffe et le sujet appartiennent à des espèces distinctes plus ou moins voisines.»

Diese Eintheilung GIARD's hat gegenüber der von DELAGE gewisse Vorzüge: Zunächst ist sie allgemeiner anwendbar, während die Gruppierung DELAGE's hauptsächlich nur für höhere Thiere und Pflanzen zugeschnitten zu sein scheint. Ferner giebt sie eine kurze und treffende Nomenklatur, die auch mit Recht die Pfpfung unter verschiedenen Individuen derselben Art besonders benennt.

Für die vorliegende Arbeit habe ich die Nomenklatur GIARD's durchweg verwerthet, ohne indessen eine Eintheilung der gesammten Versuche darauf zu gründen. Die letztere ist vielmehr von anderen und, meiner Ansicht nach, wichtigeren Gesichtspunkten aus vorgenommen worden, als wie sie durch das besondere Hervorheben der gegenseitigen Art- und individuellen Unterschiede der Theilstücke gegeben werden.

Von grundlegender Bedeutung für die Auffassung der Transplantationen, mögen sie an Pflanzen, an höheren, wie niederen Thieren vorgenommen werden, ist die Frage: Besitzt das zu transplantirende Stück die Fähigkeit im freien Zustand, also abgelöst von seinem ursprünglichen Mutterboden, weiter zu existiren und außerdem die ihm fehlenden Theile zu regeneriren? Oder ist andererseits die Lebensfähigkeit des zu transplantirenden Stückes eine derartig beschränkte, dass dasselbe ohne Transplantation binnen kurzer Zeit zu Grunde geht?

Der erste Fall ist der bei Anneliden am häufigsten vorkommende, da Lebensfähigkeit und Regenerationsvermögen dieser Gruppe derartig entwickelt sind, dass selbst kleine, aus einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Segmenten bestehende Theilstücke nicht nur weiter leben, sondern oft auch im Laufe der Zeit wieder zu einem vollständigen Wurm werden.

Bei der Vereinigung von derartig lebens- und regenerationsfähigen Theilstücken wird natürlich der Heilungs- und Verwachsungsprocess von beiden Stücken seinen Ausgang nehmen und so sich rasch vollziehen. Dieser Process kommt einer einfachen Wundheilung nahe.

Trotz der enormen Reproduktionsfähigkeit der Anneliden giebt es aber doch eine gewisse Grenze bei weiterer Zerstückelung des Körpers, wo die Lebenskraft der Theilstücke ein Ende hat; so sind z. B. Stückchen, die aus ein bis drei Segmenten bestehen, nicht dauernd lebensfähig, und auch solche mit vier bis acht Segmenten sterben in vielen Fällen. Ferner gehören zu den nur eine kurze Zeit lebensfähigen Körperbruchstücken herausgeschnittene Theile des Hautmuskelschlauches und der inneren Organe. Werden solche Stücke transplantiert, so müssen sie von ihrem neuen Mutterboden ernährt werden, und die Verwachsung geht allein von diesem aus. Das gepropfte Theilstück verhält sich also vollkommen passiv. Wenn man bisher von »Transplantation« sprach, so meinte man fast stets diese Art von Vereinigungen, die man als »Transplantationen im engeren Sinne« bezeichnen könnte.

Von diesen Gesichtspunkten aus glaubte ich die Eintheilung meiner gesammten Versuche in die beiden Hauptgruppen:

A. Transplantation von Körpertheilen mit selbständiger Existenz- und Regenerationsfähigkeit und

B. Transplantation von Körpertheilen ohne selbständige Existenzfähigkeit auf solche mit dieser Eigenschaft

vornehmen zu müssen.

Der zweite Hauptpunkt, der für die Gestaltung der Transplantationsversuche in Betracht kommt, ist die Frage nach der Polarität des Thierkörpers; wir haben nach dieser Richtung hin Vereinigungen gleichnamiger und ungleichnamiger Pole zu unterscheiden. Innerhalb dieser Versuchsgruppen sind die verschiedenen vielgestaltigen Versuchsreihen untergebracht.

A. Vereinigung von Körpertheilen mit selbständiger Existenz- und Regenerationsfähigkeit.

1. Vereinigungen ungleichnamiger Theilstücke.

Diese Untergruppe umfasst solche Vereinigungen, deren Endresultat in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle ein mit Kopf und Schwanz ausgestattetes, in seinem Aufbau aber vielfach verändertes Individuum darstellt. Nur die Vereinigungen in normaler Stellung der Theilstücke liefern Individuen, die sich äußerlich nach Ablauf einer bestimmten Zeit nicht von normalen Thieren unterscheiden.

a. Vereinigung zweier Theilstücke in normaler Stellung.

Mit diesen Versuchen begann ich am 17. Juli 1895 meine Studien über die Transplantation bei den Lumbriciden.

Die Zahl der auf diese Versuchsreihe entfallenden Vereinigungen ist 162. Wenn davon verhältnismäßig wenige (48) Versuche derart gelangen, dass die Thiere eine längere Zeit zu leben vermochten, so ist dies der im Anfange meiner Untersuchungen noch zu wenig entwickelten Technik zuzuschreiben. Unter diesen 162 Versuchen sind 59 heteroplastische Vereinigungen, die übrigen 103 betreffen auto- und homoplastische Pfropfungen.

α. Auto- und homoplastische Vereinigungen.

Sobald die operirten Thiere aus der Betäubung erwachen, kriechen sie zuerst langsamer, dann beschleunigter in ihrem Glasbehältnis umher. Die Koordination der Bewegung beider Theilstücke ist meist so gut wie gar nicht gestört, sofern nicht besondere Reize eine autonome

Bewegung eines Theilstückes bedingen. Was die Kontraktionswellen des Körpers bei der Lokomotion anbelangt, so konnte ich Folgendes feststellen: Die das Kopfstück entlang laufende »Verdünnungswelle« (FRIEDLAENDER [43]) erlischt, sobald sie die Operationsstelle erreicht hat. In diesem Augenblick befindet sich das ganze Schwanzstück noch in vollkommener Ruhe. Die der Verdünnungswelle folgende »Verdickungswelle« (FRIEDLAENDER) verläuft bis zur Operationsstelle und hört hier ebenfalls auf, zugleich wird durch sie auf die ersten Segmente des in Ruhe befindlichen Schwanzstückes ein »Längszug« (FRIEDLAENDER [43]) ausgeübt, wodurch eine »passive Dehnung« dieser Segmente hervorgerufen wird. Hat diese passive Dehnung eine genügende Stärke erreicht, so erfolgt reflektorisch eine Verdickung der gedehnten Segmente, während zugleich die Dehnung als »aktive Verdünnung« die benachbarten hinteren Segmente ergreift¹⁾.

Verdünnungswelle sowohl als Verdickungswelle erreichen also an der Operationsstelle ihr Ende. Die Verdünnungswelle des Kopfstückes setzt sich nicht auf das Schwanzstück fort, sondern die Verdünnung des letzteren ist erst eine Folge des durch die Verdickungswelle des Kopfstückes bewirkten Längszuges, und durch letzteren entsteht am Schwanzstück reflektorisch eine ganz neue Verdickungswelle, die nicht eine Fortsetzung derjenigen des Kopfstückes ist. Man kann sagen,

¹⁾ Besonders betonen möchte ich den Umstand, dass dieses Fortschreiten der Verdünnungswelle und der Beginn der Verdickungswelle genau gleichzeitig geschieht, dass also die fortschreitende Verdünnung nicht passiv in Folge des durch die Verdickung bewirkten Längszuges, sondern aktiv zu einer Zeit erfolgt, wo die Wirkung eines solchen Längszuges noch nicht in die Erscheinung treten kann. Man muss also annehmen, wie bereits FRIEDLAENDER (43) vermuthet, dass jede Verdünnung selbst reflektorisch die gleiche Aktion in den nach hinten benachbarten Segmenten hervorruft. FRIEDLAENDER sucht den von der Verdünnung ausgeübten Reiz, der die Reflexaktion veranlasst, in der »passiven Verdickung« oder dem »Längsdruck«, den die sich streckenden Segmente nach hinten zu ausüben. FRIEDLAENDER gelang es indessen nicht, diese »passive Verdickung« nachzuweisen. Thatsächlich kommt aber eine solche »passive Verdickung«, die allerdings bei normalen Thieren und auch bei der Vereinigung ungleichnamiger Theilstücke nicht zu sehen ist, vor, und zwar bei vereinigten Schwanzstücken; hier tritt sie deutlich in die Erscheinung, da ein Ausweichen der Segmente nach vorn unmöglich ist. Das Vorkommen der »passiven Verdickung« oder auch die »Tendenz zu einer solchen« ist somit bewiesen, und sie muss auch bei jeder Bewegung des Wurmes wirksam sein; ihr ist, wie auch FRIEDLAENDER glaubt, der Reiz zuzuschreiben, der das Fortschreiten der Verdünnungswelle überall bedingt. Für die Auffassung der Lokomotion des Regenwurmes überhaupt sind die vorstehend erörterten Thatsachen von Bedeutung.

dass das Schwanzstück in seiner Wellenbewegung um eine Phase (d. i. eine Wellenlänge) hinter dem Kopfstück zurückbleibt. Die Koordination der Bewegung wird dadurch nicht gestört.

Genau dieselben Beobachtungen konnte ich bei der Bewegung von »Würmern mit Bauchmarklücke« machen, die ich nach FRIEDLAENDER's Methode operiert hatte. FRIEDLAENDER (43) giebt an, dass nur die Verdünnungswelle durch die Resektionsstelle des Bauchmarks aufgehalten werde, während die Verdickungswelle dieselbe aber »überspringe«. Diese die Verdickungswelle betreffende Angabe ist, wie aus obigen Auseinandersetzungen zur Genüge hervorgeht, nicht zutreffend. Beide Kontraktionswellen werden durch die Resektions- resp. Vereinigungsstelle aufgehalten; die Wellenbewegung des Schwanzstückes ist nicht die Fortsetzung derjenigen des Kopfstückes, sondern ihrem Ursprung nach eine völlig andere, die eine Phase (d. i. eine Wellenlänge) hinter der Bewegung des Kopfstückes zurückbleibt.

Ein Wulst, wie er sich bei FRIEDLAENDER's »Würmern mit Bauchmarklücke« stets an der Resektionsstelle findet, tritt bei den Transplantationen für gewöhnlich nicht auf, da ja das Bauchmark auch hier keine eigentliche Lücke aufweist. Nur in wenigen Fällen war ein deutlicher Wulst an der Vereinigungsstelle nachzuweisen, und zwar handelte es sich dabei stets um solche Thiere, deren innere Organe beim Durchschneiden derartig hervorgequollen waren, dass der Vorfall mit der Schere entfernt werden musste. Solche Thiere hatten natürlich nach der Vereinigung eine wirkliche Lücke im Bauchmark.

Bei Reizungsversuchen reagierte nur das direkt vom Reiz getroffene Theilstück. Starke Reize riefen »Fluchtbewegungen« des gereizten Stückes hervor, und zwar in dem Sinne, dass sich der Körper dem Reize entzog. Veranlasste ich das Kopfstück zur Bewegung nach vorn, so schloss sich das Schwanzstück meist dieser Bewegung an, oft aber auch ließ es sich in maximal längskontrahirtem Zustande einfach nachschleppen, ohne sich auch nur im geringsten mit Kontraktionen an der Bewegung zu betheiligen. Das Gleiche geschah häufig mit dem Kopfstück, wenn das Schwanzstück nach hinten floh. Die Längskontraktion der nachschleppenden Stücke war dabei stets maximal, so dass eine passive Dehnung nicht zu Stande kommen konnte. Auf derartig stark kontrahierte Theilstücke ist auch der von EDINGER (33) für die Lokomotion so bedeutungsvoll gehaltene Reiz, welchen die Unterlage auf den über sie hinweggezogenen Wurmkörper ausüben soll, wirkungslos.

Veranlasste ich eine Vorwärtsbewegung des Schwanzstückes, so wurde meist das Kopfstück, ohne sich an der Bewegung zu theiligen, von ersterem bei Seite geschoben.

Durch entsprechende Reizapplikation war es auch möglich, die Theilstücke zu entgegengesetzten Fluchtbewegungen zu veranlassen, so dass das Kopfstück nach vorwärts, das Schwanzstück nach rückwärts zu fliehen versuchte. FRIEDLAENDER (43) hat diese merkwürdige Art von Bewegung, die er auch bei seinen »Würmern mit Bauchmarkklücke« beobachtete, als »gegensinnige Fluchtbewegung« bezeichnet.

Aus dem Vergleich vorstehender Beobachtungen mit denjenigen FRIEDLAENDER's ergibt sich, dass das durch Transplantation dargestellte Individuum unmittelbar nach der Vereinigung in allen Beziehungen genau dasselbe physiologische Verhalten zeigt, wie die FRIEDLAENDER'schen »Würmer mit Bauchmarkklücke«.

Nachdem wir das Verhalten des durch Transplantation gewonnenen Thieres unmittelbar nach der Operation kennen gelernt haben, wollen wir nunmehr den weiteren Gang der Vereinigung verfolgen.

Nach 5—8 Tagen stoßen sich sämtliche Nähte spontan ab, indem das zwischen der Fadenschlinge eingeschlossene Gewebe nekrotisch wird. Die Verknotung der abgestoßenen Nähte bleibt erhalten. Die Verbindung der Theilstücke wird hergestellt durch ein grauweißes zartes Gewebe, welches Anfangs noch sehr leicht zerreiblich ist; so beobachtete ich z. B. bei einem Versuchsthier, bei welchem die Theilstücke plötzlich auf irgend welche Reize hin »gegensinnige Fluchtbewegungen« ausführten, ein vollständiges Zerreißen des Thieres an der Vereinigungsstelle. Im Allgemeinen sind solche gewaltsame Trennungen doch seltener. An der Operationsstelle findet man häufig größere und kleinere Flocken einer grauen Masse, die zwischen den Nähten sitzt und sich mit diesen abstößt. Die Flocken bestanden bei mikroskopischer Untersuchung zum größten Theil aus hyalinem Schleim, in welchem Fetzen zerfallenen Gewebes, zahlreiche Leukocyten, Bakterien, abgestoßene Borsten und sogar oft lebende Infusorien suspendirt waren.

Nachdem der Darm des Schwanzstückes im Laufe der ersten beiden Tage sich vollkommen geleert hat, bemerkt man nach 4—10 Tagen das Wiederauftreten von Inhalt in demselben, ein Beweis dafür, dass eine Kommunikation der beiden Darmlumina eingetreten ist. Aber auch nach diesem Zeitpunkt fällt bei den meisten Thieren

die andauernde stärkere Füllung des vorderen Darmabschnittes auf. Diese Thatsache ist so zu erklären, dass eine Verengung des Darmlumens an der Vereinigungsstelle besteht. Bei einem Thier (Versuch Nr. 90) wurde ausnahmsweise ein Abstoßen der Nühte am 3. Tage, und am 4. Tage Darmkommunikation bei tadelloser Vereinigung gesehen.

Was das Blutgefäßsystem anbelangt, so kann man makroskopisch häufig den Zeitpunkt bestimmen, an welchem die dorsalen Blutgefäße in funktionsfähige Verbindung treten. Bei einzelnen Thieren geschah dies nach 7—10 Tagen, bei einem Individuum schon nach 3 Tagen. Deutlich konnte man sehen, wie die Puls- welle ununterbrochen vom Schwanzstück auf das Kopfstück übergang.

Nach 9—15 Tagen bemerkt man bei der Lokomotion und bei Reizungsversuchen eine wichtige Veränderung: Die Kontraktions- wellen des Hautmuskelschlauches setzen sich ununterbrochen vom Kopf- auf das Schwanzstück fort, passiren also die Vereinigungs- stelle.

Reizt man jetzt das Kopfstück schwach, so antwortet die äußerste Spitze des Schwanzstückes durch deutliche Zuckung im Augenblick der Reizapplikation, während der mittlere Körper- abschnitt vollkommen in Ruhe bleibt. Auf den Schwanz einwirkende Reize verursachen Zuckung und Bewegung des Kopfabschnittes. Bei starken Reizungen irgend eines Körpertheiles macht das Thier in toto Fluchtbewegungen. Diese Thatsachen lassen darauf schließen, dass eine Verwachsung der Ganglienketten stattgefunden hat, so dass nunmehr eine ununterbrochene Nervenleitung von einem zum anderen Theilstück besteht.

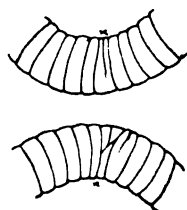
Aus der Art und Weise der Zuckung bei unseren Reizversuchen lässt sich ein interessanter Schluss auf die Funktion eines bestimmten Theiles des Centralnervensystems ziehen. Wie wir gesehen haben, zuckt bei schwacher Berührung des einen Endes nur das äußerste andere Ende des Körpers im Augenblick der Reizung, während das Mittelstück des Körpers in Ruhe bleibt. Wie histologische Unter- suchungen des Bauchstranges gelehrt haben, ist der Verlauf der ge- wöhnlichen Nervenfasern nur ein kurzer, indem sie nur wenige Seg- mente durchziehen. Die Möglichkeit der Reizübertragung von einer dieser Fasern auf die andere vorausgesetzt, würde die Reizleitung in Folge der vielen Übertragungen immerhin eine derartige Ver- langsamung erfahren, dass eine für das bloße Auge wahrnehmbare Zeit zwischen dem Augenblick der Reizapplikation und der Zuckung

des andern Körperendes gelegen wäre. Ferner würde der den Bauchstrang durchlaufende Reiz auf seiner Bahn Kontraktionen auch der mittleren Körperabschnitte auslösen. Die Reizleitung auf dem Wege der gewöhnlichen marklosen Nervenfasern des Bauchstranges erscheint somit unwahrscheinlich. Betrachten wir indessen die sog. LEYDIG'schen Fasern, welche nach FRIEDLAENDER (40, 41) als markhaltige Nervenfasern aufzufassen sind, so finden wir, dass dieselben den Körper in seiner ganzen Länge durchziehen. Sie sind also zu schneller Reizleitung von einem Körperende zum anderen befähigt und vermögen außerdem eine Zuckung des äußersten Körperendes ohne Beteiligung des mittleren Körperabschnittes auszulösen. Wir müssen also vermuthen, dass die »Zuckbewegung« durch die LEYDIG'schen Fasern vermittelt wird. Dieser Gedanke ist zuerst von FRIEDLAENDER ausgesprochen worden. Durch meine Beobachtungen glaube ich eine Bestätigung der Ansicht FRIEDLAENDER's erbracht zu haben.

Wie uns die vorstehend erörterten Thatsachen gelehrt haben, kann unter günstigen Umständen bereits am 9. Tage eine funktionsfähige Verwachsung der wichtigen inneren Organe bestehen, so dass eine Einheitlichkeit des neuen Individuums schon sehr bald hergestellt erscheint.

Während zuerst die Vereinigungsstelle sich als mehr oder weniger deutliche Furche bemerkbar machte, findet allmählich ein derartiger Ausgleich statt, dass dieselbe nach Verlauf von einigen Monaten häufig nur noch mit Schwierigkeiten aufgefunden werden kann. Oft bezeichnet besonders an der Dorsalseite eine stärkere Pigmentirung die ehemalige Operationsstelle; fast konstant aber finden sich an der Verwachsungsstelle und deren benachbarten Metameren Segmentanomalien vor, und zwar nicht nur bei schlecht gelungenen Transplantationen, sondern auch bei solchen, die mit der denkbar größten Exaktheit ausgeführt worden waren. Die Anomalien finden sich an alten Segmenten (neugebildete kommen bei normaler Vereinigung so gut wie gar nicht vor). Ihrem Charakter nach gehören die Anomalien in die von MORGAN (76) aufgestellte Gruppe der »compound metameres«, d. h. die Grenzen verschiedener Segmente weisen Übergänge auf (Textfig. I). Spiralen kommen bei den hier in Rede stehenden Abnormitäten selten vor. In allen Fällen lassen sich letztere auf Übelstände in der

Fig. I.



Vereinigung zweier Theilstücke in normaler Stellung. Segmentanomalien an der Verwachsungsstelle (x).

Technik zurückführen, sie sind also künstlich hervorgebracht. Die Ursachen können folgende sein:

1) Der Operationsschnitt hat den Körper nicht genau in der Querrichtung getroffen, sondern etwas schief, so dass ein oder mehrere »Halbsegmente« stehen bleiben. Die Anlage der »Schaltsegmente« (CORI [27]) ist hier also unmittelbar gegeben.

2) Das Einlegen der Nähte ist verbunden mit der Bildung von neuen Verwundungen und starken Zerrungen in den benachbarten Partien. Die betroffenen Segmente werden in ihrer normalen Konfiguration mehr oder weniger beeinträchtigt, indem z. B. ein Segment durch eine eingelegte Naht an der betr. Stelle gänzlich zerstört wird, so dass zwei getrennte »Halbsegmente« aus ihm entstehen. Durch den Druck der festgeknöteten Naht auf die von ihr eingeschlossenen Segmenttheile wird meist Nekrose dieser Theile erzeugt, und so werden die verschiedenen Segmentgrenzen gezwungen, sich in mehr oder weniger großem Umfang zu vereinigen. Die von den Nähten herrührenden Anomalien sind die am häufigsten vorkommenden; ihre Ursache lässt sich meist direkt nachweisen.

Abgesehen von diesen kleinen, bedeutungslosen Abnormitäten bilden also die vereinigten Theilstücke nach Verlauf einer verhältnismäßig kurzen Zeit ein neues, vollständiges Individuum, das sich in seiner Gestalt und seinem physiologischen Verhalten nicht von einem normalen Wurm unterscheidet. Sämmtliche Organsysteme beider Theilstücke funktionieren vollkommen einheitlich.

Die Vereinigung der Theilstücke ist eine dauernde. Eine sekundäre Trennung des neuen durch die Transplantation dargestellten Organismus, wie man sie vielleicht vermuthen könnte, findet, sobald einmal eine vollständige Verwachsung eingetreten ist, niemals statt. Eine solche Trennung hätte ja auch nicht den geringsten Zweck, da das neue Individuum ja sämmtliche einem normalen Wurmkörper zukommenden Organe in der richtigen Anordnung enthält und sich nach jeder Richtung hin lebens- und existenzfähig erweist.

So halte ich eine Anzahl homoplastisch vereinigte Versuchsthiere bereits seit geraumer Zeit. Ich möchte hier fünf Individuen besonders erwähnen:

Versuch Nr. 2. (Fig. 2 *a* und *b*.) — 1 Thier — *Lumbricus rubellus*. — Operirt am 18. Juli 1895. — Am 15. Mai 1897 erscheint das Thier noch lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 22 Monate 3 Tage.

Versuch Nr. 23. — 1 Thier — *Lumbricus rubellus*. — Operirt am 8. August 1895. — Am 15. Mai 1897 erscheint das Thier lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 21 Monate 7 Tage.

Versuch Nr. 56. — 3 Thiere — *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 19. November 1895. — Am 15. Mai 1897 erscheinen alle 3 Thiere lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 17 Monate 26 Tage.

Bei diesen sämmtlichen jetzt noch lebenden Versuchsthieren ist die Transplantationsstelle nur noch schwer nachweisbar; bei dem Versuchsthier Nr. 2, welches jetzt seit der Operation bereits 22 Monate lebt, erkennt man sie nur an dem eigenthümlichen Verhalten der Pigmentirung: Das Kopfstück zeigt eine bedeutend stärkere Färbung, als das hellere Schwanzstück, und zwar ist die Grenze zwischen dunkel und hell auffällig und scharf (Fig. 2 b). Die Theilstücke dieses Thieres stammten von zwei verschieden stark pigmentirten Individuen (homoplastische Transplantation). Bemerkenswerth ist der Umstand, dass jedes Theilstück auch in der neuen Verbindung seine individuellen Merkmale streng bewahrt. Ich werde auf dieses Faktum noch zurückzukommen haben.

Der beste Beweis für die Einheitlichkeit und Lebensfähigkeit der durch die Transplantation hergestellten Individuen ist endlich eine Thatsache, auf die ich ganz besonderes Gewicht legen möchte: Sämmtliche Versuchsthiere haben während der Beobachtungsdauer bedeutend an Größe zugenommen, und zwar beide Theilstücke in gleicher Weise. (Wir erinnern uns, dass die zu den Versuchen benutzten Würmer meist klein bis mittelgroß und nicht geschlechtsreif waren.) Am auffälligsten ist dieses Wachsthum an dem Versuchsthier Nr. 2. Die Länge des eben operirten Thieres (Fig. 2 a) betrug 7 cm, seine Breite $3\frac{1}{2}$ mm. Jetzt nach 22 Monaten ist dasselbe Individuum 14 cm lang und 5 mm breit! (Fig. 2 b.)

Die erwähnten Versuchsthier werden noch weiter beobachtet.

3. Heteroplastische Vereinigungen.

Von besonderem Interesse musste es sein zu konstatiren, wie Theilstücke von Thieren verschiedener Arten sich bei der Transplantation verhielten. Dabei kommen folgende Fragen in Betracht, deren Beantwortung für die heteroplastischen Transplantationen überhaupt von grundlegender Bedeutung ist:

1) Ist eine Vereinigung von Theilstücken verschiedener Arten zu einem neuen Individuum möglich, und ist diese Vereinigung eine dauernde?

2) Bleiben die spezifischen Artcharaktere der vereinigten Theilstücke erhalten, oder erleiden die ersteren eine bestimmte Umwandlung?

3) Wie verhalten sich die Nachkommen eines durch heteroplastische Transplantation dargestellten Individuums?

ad 1. Wie bereits oben erwähnt wurde, liegen 59 Versuche über heteroplastische Transplantation in normaler Stellung vor. Nicht sehr viele der hergestellten Verbindungen waren indessen dauernde. Vielfach blieben die Stücke eine ganz kurze Zeit vereinigt, um sich dann einfach zu trennen oder zu Grunde zu gehen. Am besten hielten sich in erster Linie die Verbindungen von *Allolobophora terrestris* und *Lumbricus rubellus*, wie auch die von *Allolobophora caliginosa* und *Allolobophora cyanea* einerseits und *Lumbricus rubellus* und *Allolobophora terrestris* andererseits, wohingegen solche von *Lumbricus rubellus* mit *Allolobophora foetida* und *Allolobophora chlorotica* überhaupt unmöglich erschienen. Letztgenannte Vereinigungen könnte man in analoger Weise, wie bei den Pflanzen, als »disharmonische« (VÖCHTING [95]) bezeichnen.

Von den Versuchsthieren, die nach erfolgter Verwachsung eine längere Zeit am Leben erhalten werden konnten, möchte ich folgende anführen:

Versuch Nr. 121. — 1 Thier — *Allolobophora terrestris* und *Lumbricus rubellus*¹⁾. — Operirt am 6. März 1896. — Nachdem am 9. Juli 1896 das Thier noch lebensfrisch und gut vereinigt gefunden worden war, vermisste ich es bald darauf, es war wahrscheinlich entflohen. — Alter der Vereinigung 4 Monate 3 Tage.

Versuch Nr. 127. — 2 Thiere. — Beide *Lumbricus rubellus* und *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 19. März 1896. — Tod des einen Thieres am 20. November 1896 (Alter der Vereinigung also 8 Monate 1 Tag). — Bei dem anderen Thier erscheint das Kopfstück am 1. December 1896 sehr matt, in Folge dessen wird das Thier konservirt (Alter der Vereinigung also 8 Monate 11 Tage).

Versuch Nr. 217. — 1 Thier — *Lumbricus rubellus* und *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 25. August 1896. — Am 15. Mai 1897 wurde das Thier noch lebensfrisch und gut vereinigt gefunden.

¹⁾ Der zuerst genannte Name bezeichnet hier stets das Kopfstück, der zuletzt genannte das Schwanzstück.

— Alter der Vereinigung also 8 Monate 20 Tage. Das Thier wird weiter beobachtet.

Eine Anzahl anderer Versuchsthiere, worunter auch Verbindungen von *Lumbricus rubellus* mit *Allolobophora cyanea* und *Allolobophora caliginosa*, lebten bei guter Vereinigung 1—2 Monate.

Bemerken möchte ich an dieser Stelle noch, dass es mir auch gelungen ist, eine heteroplastische Vereinigung zweier Schwanzstücke, und zwar *Allolobophora terrestris* mit *Allolobophora cyanea*, zu Stande zu bringen: Versuch Nr. 174. — 1 Thier. — Operirt am 17. Juni 1896. — Konservirt in lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung am 19. August 1896. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 2 Tage.

Die Verwachsung der inneren Organe findet, so weit sich ein Urtheil auf Grund einfacher Beobachtung bilden lässt, in derselben kurzen Zeit statt, wie bei Auto- und Homoplastik.

Auch die dorsalen Blutgefäße treten in der oben bereits angegebenen Zeit in funktionsfähige Verbindung, so dass die Blutwelle vom Schwanzstück auf das Kopfstück sich direkt fortsetzt; das Blut beider Theilstücke muss sich also mischen.

Reizungsversuche ergeben, dass eine nervöse Verbindung der Stücke vom 10.—15. Tage ab eintritt.

Was die Lokomotion anbetrifft, so gilt auch hier Alles, was für die auto- und homoplastischen Vereinigungen angegeben wurde.

Dauernde Vereinigungen von Theilstücken verschiedener Art sind also zwar nicht so leicht zu erreichen, wie auto- und homoplastische Verbindungen, gelingen aber doch in vielen Fällen, und zwar verschmelzen die Theilstücke zu einem neuen Individuum, dessen Organisation abgesehen von dem Speciescharakter der vereinigten Theilstücke eine einheitliche ist.

ad 2. A priori könnte man geneigt sein anzunehmen, dass mit der Bildung eines neuen Individuums aus zwei Thieren verschiedener Art auch unbedingt eine allmähliche Änderung der Artcharaktere stattfinden müsse, und zwar derart, dass eine Einheitlichkeit des neuen Individuums auch nach dieser Richtung hin erreicht würde. Der Änderungsprocess könnte so sich gestalten, dass als Endresultat ein Individuum mit gemischten Eigenschaften, oder aber mit denjenigen des einen Theilstückes entstände. Im letzteren Falle ginge das eine Theilstück der Eigenschaften seiner Art verlustig, während das andere die seinigen dem ersten mittheilte.

Eines der am meisten in die Augen springenden Merkmale der verschiedenen Arten ist die differente Färbung des Körpers durch Pigmente. Diese Färbung könnte jedenfalls am leichtesten geändert werden (leichter immerhin, als die morphologischen Charaktere), und hier müsste sich zuerst eine Umwandlung nach der einen oder andern Seite hin bemerkbar machen.

Thatsächlich erkennen wir bei sämtlichen Versuchsthieren, bei den ältesten Vereinigungen, wie auch bei den jüngsten, auf den ersten Blick die typische Färbung eines jeden Theilstückes, wie sie seiner Art zukommt; auch der Vergleich mit anderen unversehrten Exemplaren der betreffenden Art ergibt keine Färbungsdifferenz. Bei genauerem Zusehen finden wir auch die übrigen morphologischen Merkmale eines jeden Theilstückes (Gestaltung des Prostomium, Lage des Clitellum, Stellung der Borstenreihen etc.) unverändert. Bemerkenswerth ist auch die Thatsache, dass Schwanzregenerate resp. Zuwachsstücke, welche lange Zeit nach der Verwachsung auftreten, stets genau die Charaktere des betreffenden Schwanzstückes, welches sie erzeugte, tragen.

Man könnte einwenden, dass eine Beobachtungsdauer von 8½ Monaten und weniger nicht ausreichend sei, um die Frage endgültig zur Entscheidung zu bringen, und dass vielleicht eine Umwandlung der Artcharaktere erst in bedeutend längerer Zeit sich in bemerkbarer Weise vollziehe.

Dem ist entgegenzuhalten, dass eine Einheitlichkeit des neuen Individuums in Bezug auf seine inneren Organe, wie wir gesehen haben, außerordentlich rasch, und zwar durchschnittlich in einem Zeitraum von 10 Tagen hergestellt wird. Von diesem Zeitpunkt ab könnte also eine Umbildung der Artmerkmale, wenn eine solche überhaupt statt hätte, beginnen, und dann müsste nach Ablauf von fast 9 Monaten der Umbildungsprocess, wenn nicht schon beendet, so doch so weit fortgeschritten sein, dass man seine Spuren zu entdecken vermöchte.

Obwohl es also, wie wir gesehen haben, höchst unwahrscheinlich erscheint, dass über die von mir benutzte Beobachtungszeit hinaus noch eine Umwandlung der Art der einzelnen Theilstücke stattfindet, so werden doch nach dieser Richtung hin die Versuche und Beobachtungen fortgesetzt werden, um auch jeden Zweifel zu zerstreuen.

Vergleichen wir nun kurz mit diesen an den Regenwürmern gewonnenen Resultaten die Beobachtungen VÖCHTINGS' (95) bei ähnlichen Transplantationen im Pflanzenreich.

Die einschlägigen Untersuchungen VÖCHTING's gingen aus von der Frage: Besteht ein »spezifischer und formändernder Einfluss zwischen Reis und Unterlage«? »Können die systematischen Eigenschaften einer Form in der Gestalt spezifischer Substanzen übertragen werden?«

Die von diesen Gesichtspunkten aus vorgenommenen Vereinigungen von Pflanzen verschiedener Farben und Formen zeigten, dass »so mannigfaltig die Verbindungen aber auch waren, in keinem Falle fand eine Übertragung der Farbe vom Reis auf die Unterlage oder umgekehrt statt, und ebenso wenig zeigte sich eine Beeinflussung hinsichtlich der Gestalt und Nervatur der Blätter. Reis und Grundstock behielten ihre ursprünglichen Eigenschaften auch in der Verbindung unverändert bei«. »Auch das kleinste Gewebestück bewahrte, wenn in einen umfangreichen, seine eigene Masse um das Vielfache übertreffenden Körper eingefügt, unverändert seine spezifischen Eigenschaften.«

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass bei der Vereinigung verschiedener Arten für die Pflanzen, wie für die Thiere, die gleichen Gesetze gelten. Bei beiden bewahrt jedes Glied der Verbindung seine spezifischen Artcharaktere, und das Wachsthum resp. die Regeneration eines jeden Gliedes liefert uns Produkte, die ebenfalls genau die Merkmale der betreffenden Art, und nur diese, besitzen.

ad 3. Die interessante Frage nach der Art der Nachkommen der heteroplastisch vereinigten Thiere bin ich nicht im Stande beantworten zu können. Meist verwandte ich auch hier, wie zu allen meinen Versuchen überhaupt, junge, noch nicht geschlechtsreife Thiere, die auch während der Beobachtungszeit noch keine Spur des Clitellums zeigten. Die wenigen Individuen, deren Kopfstücke gut entwickelte Geschlechtsorgane sowie ein Clitellum besaßen, habe ich nicht zur Begattung bringen können. Meiner Annahme nach werden die Nachkommen indessen stets der Art des Kopfstückes, welches die Generationsorgane enthält, angehören; denn, wie wir gesehen haben, erleiden die Artmerkmale der Theilstücke, und somit auch deren Keimzellen, durch die Verbindung mit einer anderen Art nicht die geringste Änderung.

Zum Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch der heteroplastischen Vereinigungen BORN's, an Amphibienlarven angestellt, Erwähnung thun. BORN (11, 12, 12 a) vermochte Verbindungen der Rana-Arten unter einander, ferner von Triton und Rana, Rana

und Bombinator igneus darzustellen und die Thiere kurze Zeit am Leben zu erhalten. Während dieser Zeit durchströmte in manchen Fällen das Blut des einen Komponenten auch den anderen. Beide Komponenten unterschieden sich deutlich durch ihre Färbung und sonstige speciellen Merkmale der betreffenden Arten. Von einer eventuellen Änderung der Arthcharaktere finde ich bei BORN nichts erwähnt.

b. Vereinigung zweier Theilstücke unter geringer
Längsdrehung.

Diese, wie auch die beiden folgenden Versuchsreihen (Drehung um 90° und 180°) diente dem Zweck, zu eruiern, ob eine Verbindung der einzelnen Organsysteme auch dann noch zu Stande kommt, wenn die Querschnitte derselben nicht genau einander gegenüber liegen, sondern durch eine Längsdrehung des einen Theilstückes gegen das andere mehr oder weniger weit von einander entfernt sind. Der Grad der Drehung kann so gering sein, dass die betreffenden Organe, z. B. die Ganglienketten, sich noch mit den äußersten Rändern ihrer Querschnitte berühren.

Derartige minimale Längsdrehungen, wie auch etwas größere, kommen unbeabsichtigt häufig anstatt einer exakten normalen Vereinigung vor. Eine solche zufällige kleine Längsdrehung war auch die Veranlassung zu den Versuchen dieses Abschnittes. Es handelte sich in diesem Falle um eine derartige Drehung, dass die beiden Dorsalgefäße um ein Mehrfaches ihrer Breite aus einander lagen. Trotzdem trat nach ca. 14 Tagen eine Verbindung in der Weise ein, dass sich eine funktionsfähige Queranastomose bildete, durch welche sich die Blutwelle von einem Gefäß in das andere fortsetzte. Die Gestalt des Dorsalgefäßes an der Verwachungsstelle war »bajonettförmig« geworden. Bezüglich des Nervensystems liegen für dieses Versuchsthier keine näheren Angaben vor.

Die meisten der absichtlich ausgeführten Drehungen zeigten eine Vereinigung der Theilstücke unter einem Winkel von ca. 10° — 30° . Die Zahl der angestellten Versuche ist 63.

In der ersten Zeit nach der Operation verhalten sich die Versuchsthier fast genau ebenso, wie normale Vereinigungen. Die Nähte stoßen sich innerhalb der ersten 8 Tage von selbst ab. Die Darmverbindung stellt sich in fast derselben Zeit ein, so dass selbst große Fließpapierballen bald die Vereinigungsstelle zu passiren vermögen.

Eine besondere Beachtung verdient das Verhalten des Nerven- und Blutgefäßsystems. Eine funktionsfähige Verbindung der entsprechenden Organe beider Theilstücke vollzieht sich je nach der Größe des Drehungswinkels in kürzerer oder längerer Zeit. Da die Größe dieses Winkels sich ohne besondere Hilfsmittel nicht genau bestimmen lässt, so kann auch für bestimmte Drehungen keine genaue Zeit angegeben werden. Im Allgemeinen tritt die Verbindung in 3—5 Wochen ein. Das Dorsalgefäß lässt sich dabei mit der Lupe beobachten. Über das Nervensystem geben uns die im vorigen Abschnitt des Genaueren beschriebenen Reizungsversuche Aufschluss. Sobald die nervöse Verbindung eingetreten ist, erhält man deutliche Zuckung des äußersten Schwanzendes bei Reizung des Kopfstückes; ferner machen beide Theilstücke gemeinsame und koordinierte Fluchtbewegungen bei stärkeren Reizungen eines Stückes. Auch in der Art der Lokomotion findet die Einheitlichkeit des Nervensystems ihren Ausdruck.

Eine Gefäßverbindung findet auch bei größerem Drehungswinkel noch verhältnismäßig rasch statt, und zwar durch Vermittelung von Kollateralbahnen. Natürlich erscheint die Zeit, innerhalb welcher eine gemeinsame Cirkulation hergestellt werden kann, mit der Größe des Drehungswinkels verlängert. Makroskopisch sind diese Kollateralkreisläufe natürlich nicht wahrnehmbar.

Die Verwachsung der freien, in einer gewissen Entfernung von einander liegenden, Enden eines Organsystems ist eine interessante und bedeutungsvolle Thatsache, nicht sowohl für das Blutgefäßsystem, weil hier in den kleinen, zahlreichen Gefäßen, die von beiden Theilstücken her in Verbindung mit einander treten können, ein gegebener Weg für den Blutstrom von vorn herein besteht, als vielmehr für das Centralnervensystem, für das solche Hilfsmittel nicht geschaffen sind. Um sich das Gegeneinanderwachsen der Nervenstümpfe überhaupt erklären zu können, ist die Annahme eines »Richtungsreizes« (HERBST [52]), welchen die wachsenden Stümpfe auf einander ausüben, unerlässlich.

Auch BORN (12) beobachtete bei seinen Transplantationsversuchen mit Amphibienlarven, dass in einer gewissen Entfernung von einander liegende, gleichartige Organe der beiden Theilstücke verwachsen; so z. B. vereinigten sich die beiden Rückenmarken in der Weise, dass das ganze Organ »Bajonettform« erhielt; in einem andern Falle waren es die Enden der Urnierengänge, die sich verbanden. BORN (12) sagt: »Durch solche und ähnliche Beobachtungen wird

man zu der Annahme gedrängt, dass die Enden gewisser Organe, auch wenn sie bei der Zusammensetzung nicht auf, sondern (nur nicht in zu großer Entfernung) neben einander zu liegen kamen, sich nach der Vereinigung bei weiterem Wachstum in manchen Fällen suchen und finden. Es liegt nahe, bei diesen merkwürdigen Erscheinungen an eine chemotaktische Anziehung, die die Querschnitte gleichartiger wachsender Organe auf einander ausüben könnten, zu denken.*

Dieser Satz lässt sich im Allgemeinen auch auf meine entsprechenden Versuche anwenden. Die Verwachsung der beiden Rückenmarke findet in der Vereinigung der Ganglienketten unserer Würmer ein Analogon.

c. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 90° (Fig. 3).

Während bei der vorhergehenden Versuchsreihe die Größe des Drehungswinkels nur schwer zu bestimmen war, und daher die Exaktheit der Versuche etwas beeinträchtigt wurde, ist es hier mit ziemlicher Genauigkeit möglich, die beabsichtigte Längsdrehung von 90° auch wirklich zu erzielen. Die Verwachsung der Theilstücke erfolgt fast ebenso leicht, wie bei normaler Stellung der letzteren. Das Abstoßen der Nähte vollzieht sich, wie gewöhnlich, im Verlauf der ersten acht Tage. Die Darmverbindung lässt etwas länger, als gewöhnlich, auf sich warten, wahrscheinlich, weil die verschiedene Lage der beiderseitigen Typhlosolis an der Vereinigungsstelle das Hindurchtreten der Fließpapierballen erschwert. Erst wenn der Druck des in großer Menge im vorderen Darmabschnitt sich sammelnden Inhalts eine bestimmte Höhe erreicht hat, erfolgt ein Übertreten des letzteren in den Darm des Schwanzstückes (nach ca. 14 Tagen). Ausnahmsweise wurde indessen auch hier eine frühere Darmverbindung beobachtet.

Die Dorsalgefäße treten meist im Laufe der Zeit in sichtbare Verbindung. Bei vielen Versuchsthieren bezeichnete eine Queranastomose von etwas geringerem Durchmesser, als derjenige der normalen Dorsalgefäße, die Verbindung. Die Blutwelle setzte sich durch diese Anastomose deutlich fort. Immerhin sind die Fälle, bei welchen eine mit bloßem Auge oder mit der Lupe deutlich wahrnehmbare Gefäßverbindung zu Stande kommt, nicht so häufig.

Die Lokomotion der Versuchsthierc ist eine verschiedene. In den meisten Fällen machen Kopf- und Schwanzstück koordinirte

Bewegungen, d. h. das letztere schließt sich ersterem in der Bewegung vollkommen an, wie es oben für die normalen Vereinigungen beschrieben wurde. Indessen tritt, bedingt durch die abnorme Stellung der Theilstücke zu einander, eine bestimmte Lageveränderung des einen Stückes auf (Fig. 3): das Schwanzstück kriecht nicht auf der Seite, sondern es dreht sich in der Nähe der Vereinigungsstelle so, dass seine Ventralseite in Berührung mit der Unterlage kommt. Diese eigenthümliche Erscheinung ist aufzufassen als eine Wirkung des Stereotropismus (LOEB [69])¹⁾, dem der Regenwurmkörper in ausgesprochenem Maße unterworfen ist. In anderen Fällen theilhaftig sich das Schwanzstück überhaupt nicht aktiv an der Fortbewegung; es lässt sich, auf der Seite liegend, in maximal längskontrahiertem Zustand einfach nachziehen. Eine passive Dehnung in Folge des Längszuges bleibt hier vollkommen aus, wie wir es schon in analogen Fällen bei normal vereinigten Thieren beobachten konnten. Bemerkenswerth ist noch, dass dieser maximal kontrahierte Körper seine stereotropische Reizbarkeit gänzlich verleugnet, indem er in seiner ganzen Länge mit der Seite der Unterlage anliegt. Durch welche Reize dieser Kontraktionszustand hervorgerufen wird, vermag ich nicht zu sagen; vergleichbar ist derselbe mit jenem bewegungs- und reaktionslosen Zustand, in den gewisse Insekten und andere Thiere verfallen, wenn man sie berührt. Die beiden verschiedenen Bewegungsarten kommen nicht nur bei verschiedenen Individuen vor, sondern ein und dasselbe Thier verhält sich bald so, bald so.

Reizungsversuche ergeben, dass eine nervöse Verbindung der Theilstücke meist fehlt, und zwar bei vielen Versuchsthieren nicht nur in der ersten Zeit nach der Operation, sondern auch nach Ablauf einer längeren Zeit.

Ich möchte hier 3 Thiere der Versuche Nr. 164 und Nr. 166 anführen.

Versuch Nr. 164. — 1 Thier — Autoplast. Vereinigung am 6. Juni 1896 bei *Allolobophora terrestris*. — Am 15. Mai 1897, also nach 11 Monaten 9 Tagen, ist das Thier noch vollkommen frisch und gut vereinigt. Bei Reizversuchen konnte eine Nervenverbindung der Theilstücke nicht sicher nachgewiesen werden. — Die Drehung beträgt genau 90°.

¹⁾ LOEB (69) definirt diesen Begriff folgendermaßen: »Ich bezeichne den Zwang eines Thieres, seinen Körper in bestimmter Weise gegen die Oberfläche fester Körper zu orientiren, als Stereotropismus.«

Versuch Nr. 166. — 2 Thiere — Autoplast. Vereinigung am 6. Juni 1896 bei *Allolobophora terrestris*. — Am 15. Mai 1897, also nach 11 Monaten 9 Tagen, sind beide Thiere noch am Leben. Reizversuche ergeben das Fehlen einer Nervenverbindung der Theilstücke. — Die Drehung beträgt genau 90° . Auf schwache Reize antwortete nur das jeweilig gereizte Theilstück durch Zuckung, auf starke Reize durch Fluchtbewegungen. Das nicht berührte Stück reagirte überhaupt nicht oder wurde bei starken Bewegungen des gereizten Theiles wohl zu sekundären Bewegungen veranlasst.

Die wichtige Frage nach dem Verhalten der freien Enden der Ganglienketten kann hier nicht näher erörtert werden.

Im Gegensatz zu den vorstehend aufgeführten drei Fällen steht ein Befund, den ich bei einem Thier des Versuches Nr. 229 zu machen Gelegenheit hatte. — Am 8. September 1896 autoplastische Vereinigung bei *Lumbricus rubellus*. — Am 15. Mai 1897, also nach 8 Monaten 7 Tagen, ist das Thier vollkommen frisch und gut vereinigt. Durch Reizversuche konnte ich eine deutliche Reizübertragung vom einen Theilstück auf das andere feststellen. Auch glaubte ich mit Hilfe der Lupe eine bajonettförmige Verbindung der Nervenketten sehen zu können. Doch möchte ich auf die letztere Beobachtung weniger Werth legen. — Die Drehung beträgt genau 90° .

In Bezug auf die Verwachsung der Ganglienketten bei einer Vereinigung unter einem Drehungswinkel von 90° lässt sich, wie aus den angeführten Fällen hervorgeht, keine allgemeine Regel aufstellen. Es scheint zwar eine Nervenverbindung der beiden Theilstücke möglich zu sein, doch nur in seltenen Fällen wirklich zu Stande zu kommen.

Einer Erscheinung, bei welcher zweifellos die freien Enden der nicht in Verbindung getretenen Nervenketten eine große Rolle spielen, möchte ich an dieser Stelle Erwähnung thun: das ist das Auftreten von Regeneraten an der Vereinigungsstelle, wie ich es bei zwei Thieren (Versuch Nr. 164 und 256) zu beobachten Gelegenheit hatte.

Das betreffende Exemplar des zuerstgenannten Versuches (Nr. 164) zeigte von vorn herein eine minder gute Vereinigung; indessen war trotzdem der Verheilungsprocess in normaler Weise vor sich gegangen. Eine Darmverbindung hatte sich nach 3 Wochen entwickelt; das Verhalten der Dorsalgefäße konnte mit Sicherheit nicht festgestellt werden, doch ist anzunehmen, dass eine Verbindung

derselben nicht bestand. Nach $1\frac{1}{2}$ Monaten zeigte sich an der Vereinigungsstelle eine kleine, kaum sichtbare Regenerationsknospe, die rasch bis zu einer Länge von $\frac{3}{4}$ cm heranwuchs. Die genauere Untersuchung dieser Neubildung ergab, dass es sich um einen Schwanz handelte, der an der Ventralseite des Kopfstückes hervorgewachsen war. Reizungsversuche ergaben ebenfalls die Zugehörigkeit des Regenerates zum Kopfstück. Was die Bewegungen der Neubildung anbelangt, so konnten dieselben bereits in einem Stadium beobachtet werden, in welchem das Regenerat kaum mit bloßem Auge wahrzunehmen war. Mit dem Wachsthum der Neubildung nahmen die Bewegungen an Intensität zu, und bei genauer Beobachtung war zu sehen, wie die Kontraktionswellen des Kopfstückes sich auf die Neubildung fortsetzten. Letztere vollführte mit dem Kopfstück koordinirte Bewegungen, ein weiterer Beweis für die Zugehörigkeit zu demselben. Wir hatten also nunmehr einen doppelschwänzigen Regenwurm. Während beim ersten Auftreten des Regenerates die Verbindung zwischen Kopfstück und transplantiertem Schwanzstück eine leidlich gute war, erschien dieselbe während des Herauswachsens des neugebildeten Schwanzendes immer weniger vollkommen, indem letzteres die Theilstücke an der Ventralseite aus einander drängte. Zwei Monate nach der Operation fand ich eines Tages das Thier getrennt; der neugebildete Schwanz war mit dem Kopfstück im Zusammenhang geblieben und saß an dessen Ventralseite. Dorsal von dem ersteren befand sich die in Folge der Zerreißung entstandene Wunde, aus welcher ein Pfropf von Chloragogen Gewebe hervorragte. Ein ähnliches Verhalten zeigte die Wundstelle des Schwanzstückes. Die Zerreißung war mit einer bedeutenden Blutung einhergegangen. Das Kopfstück lebte nach der Zerreißung noch zwei Monate, ohne etwas Neues zu zeigen. Nach Ablauf dieser Zeit wurde es konservirt. Das Schwanzstück stieß bald das vorstehende Chloragogen Gewebe ab und lebte nach der Zerreißung noch $2\frac{1}{2}$ Monate, ohne eine Spur von Regeneration.

Bemerken möchte ich noch, dass nicht eine allmähliche Abstoßung des transplantierten Schwanzes stattgefunden hatte, sondern die Zerreißung war, wie die Blutung und das vorstehende Gewebe beweist, eine gewaltsame. Eine allmähliche Abstoßung von transplantierten Theilen habe ich überhaupt niemals gesehen; wenn eine sekundäre Trennung erfolgte, so betraf sie stets schlecht verwachsene Thiere und war ausnahmslos eine gewaltsame, durch äußere Umstände

(«gegensinnige Fluchtbewegung», Widerstand des Fließpapiers beim Kriechen) bedingte.

Ein noch weit höheres Interesse beansprucht der zweite Fall (Versuch Nr. 256). Hier handelt es sich um die Neubildung eines Kopfes an der Vereinigungsstelle vom Schwanzstück aus.

Ich entnehme meinem Tagebuch folgende Daten über diesen interessanten Fall:

Am 5. Oktober 1896 antoplastische Vereinigung unter einem Drehungswinkel von 90° bei einem kleinen Exemplar von *Lumbricus rubellus*. Nach dem Abstoßen der Nähte zeigt sich die Vereinigung tadellos. Darmkommunikation am 19. November 1896.

Am 2. Februar 1897 zeigte sich an der Vereinigungsstelle eine kleine Regenerationsknospe. Dieselbe ragte beim Kriechen des Thieres meist seitlich am Körper hervor und zeigte sich der Ventralseite des Schwanzstückes aufsitzend. An der Bewegung nahm die Knospe ihrer Kleinheit wegen keinen besonderen Antheil. Bezüglich der Lokomotion des ganzen Thieres ist zu bemerken, dass die Kontraktionswellen des Kopfstückes sich nicht auf das Schwanzstück fortsetzten. Das Regenerat wuchs nur sehr langsam, es blieb so klein, dass am lebenden Thier Details nicht festgestellt werden konnten.

Am 10. März 1897 wurde das Thier in vollkommen guter Verfassung konservirt (Alter also 5 Monate 5 Tage). Die Untersuchung des abgetödteten Thieres ergab Folgendes: die Theilstücke sind tadellos verwachsen. Es besteht eine genaue Drehung der Theilstücke um 90° . Genau an der ventralen Medianlinie des Schwanzstückes sind die Theilstücke an einer beschränkten Stelle aus einander gedrängt, um dem kleinen Regenerat den Durchtritt zu gestatten. Das letztere setzt sich ganz genau an der ventralen Medianlinie des Schwanzstückes an und steht zur Längsachse des ganzen Thieres fast genau senkrecht. Bei genauem Zusehen erkennt man deutlich, dass es sich um einen kleinen Kopf handelt, der vier Segmente zählt.

Der allgemeine Habitus des ganzen Thieres ist ein ähnlicher wie bei dem in Fig. 6a und b dargestellten Thier des Versuchs Nr. 173.

Auf die Erklärung und Bedeutung der Regenerate an der Vereinigungsstelle werde ich im nächsten Abschnitt näher einzugehen haben.

Wir kommen nunmehr zu der wichtigen Frage: Ist die durch die Vereinigung unter Drehung von 90° bewirkte abnorme Stellung der Theilstücke eine dauernde, oder findet im Laufe der Zeit eine Zurückdrehung zur normalen Stellung statt?

A priori war ich geneigt anzunehmen, dass die so vereinigten Theilstücke nicht dauernd in einer derartigen abnormen Stellung zu einander zu verharren im Stande seien, und dass durch innere oder äußere Kräfte des Organismus eine sekundäre Drehung zur normalen Stellung stattfinden müsse. Das Bestreben der einzelnen longitudinalen Organsysteme, insbesondere des Nerven- und Blutgefäßsystems, eine Verbindung ihrer freien, den verschiedenen Theilstücken angehörigen Enden herzustellen, ein Bestreben, welches sich auch in solchen Fällen bethätigt, wo die analogen Organe nicht direkt einander gegenüberstehen, könnte als innere richtende Kraft zu einer Lageberichtigung der Theilstücke beitragen. Weiterhin schien mir in dem beschriebenen eigenthümlichen Verhalten des Schwanzstückes bei der Lokomotion in Folge des Stereotropismus ein Moment gegeben zu sein, welches fast mit Nothwendigkeit eine sekundäre Achsendrehung der Stücke zur normalen Lage bewirken musste. Ich habe sämtliche Versuchsthiere dieser Reihe im Leben, wie auch im konservirten Zustand, von diesen Gesichtspunkten aus genau untersucht; bei allen Individuen fand ich die bei der Operation ausgeführte Drehung der Theilstücke um 90° vor. Wir können also sagen, dass eine sekundäre Rotation zur normalen Stellung bei Theilstücken, die unter einem Drehungswinkel von 90° vereinigt sind, nicht statthat.

d. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 180° (Fig. 4).

Interessante Transplantationsformen ergeben uns die Vereinigungen, bei welchen die Stellung der Theilstücke durch eine Längsdrehung von 180° so modificirt ist, dass die Dorsalseite des einen Stückes mit der Ventralseite des andern verbunden erscheint. BORN (12a) bezeichnet die Komponenten derartiger Verbindungen, welche er bei seinen Transplantationen an Amphibienlarven zur Ausführung brachte, als »entgegengewendete« oder »abgewendete« Vereinigungen. Diese Bezeichnung erscheint mir nicht sehr glücklich gewählt, da sie nicht geeignet ist, ohne Weiteres eine richtige Vorstellung von dem zu geben, was der Autor meint; richtiger erschien es mir daher, bei allen Versuchen, die nicht eine Vereinigung der

Theilstücke in normaler Stellung (gleich gewendete Komponenten BORN's) darstellen; die Größe der ausgeführten Drehung in Graden direkt anzugeben. Diese Methode macht auch die immerhin etwas schwierige Nomenklatur für derartige Vereinigungen überflüssig.

Die Technik dieser Versuche ist genau dieselbe, wie sie bei normalen Vereinigungen zur Anwendung kam. Die gewünschte Längsdrehung der Theilstücke gegen einander lässt sich bei den durch die Körperwand durchschimmernden Gefäßen und der Nervenketten mit ziemlicher Genauigkeit durchführen, so dass das dorsale Blutgefäß des einen Gliedes genau den ventralen Gefäßen und dem Bauchstrang gegenüber zu liegen kommt. Unbeabsichtigte Abweichungen laufen bei der Operation allerdings auch oft unter. Die Verwachsung erfolgt trotz der denkbar abnormsten Lage der Theilstücke zu einander ziemlich leicht. Wie bei normaler Vereinigung, so stoßen sich auch hier in den meisten Fällen die Nähte in den ersten acht Tagen von selbst ab. Die Darmverbindung stellt sich in vollkommenster Weise, wie bei den Versuchen der vorigen Reihe, innerhalb der ersten 14 Tage her. Wie schon oben erwähnt, scheint die Wegsamkeit der Vereinigungsstelle durch die verschiedene Stellung der Typhlosolis etwas behindert zu sein.

Die Lokomotion vollzieht sich, wie bei den Transplantationen der vorigen Reihe, auf eine doppelte Art und Weise: 1) Kopf- und Schwanzstück machen koordinierte Bewegungen, wobei das Schwanzstück sich in Folge seiner stereotropischen Reizbarkeit nahe der Vereinigungsstelle so dreht, dass seine Ventralseite in möglichster Ausdehnung mit der Unterlage in Berührung kommt (Fig. 4). Meist wird auch das Kopfstück durch das genannte Bestreben des Schwanzstückes in seinem hinteren Theil in der Lage etwas verändert. Das so kriechende Thier gewährt einen sonderbaren Anblick. — 2) Das Schwanzstück betheiligt sich in keiner Weise an der Fortbewegung, es wird bei maximaler Kontraktion seiner Längsmuskulatur auf dem Rücken liegend nachgezogen. Die letztgenannte Art der Bewegung überwiegt bei dieser Versuchsreihe entschieden; fast konstant findet man sie bei der Rückwärtsbewegung der Thiere. Häufig genug kommt es vor, dass bei ein und demselben Thier plötzlich die Art und Weise der Bewegung wechselt. Schwache Reize bewirken Zuckung, stärkere Fluchtbewegungen des gereizten Theilstückes.

In wenigen Monaten tritt die Vereinigungsstelle nur noch durch die Farbendifferenz zwischen Dorsal- und Ventralseite hervor. Das

beschriebene physiologische Verhalten findet sich auch in eben derselben Weise bei älteren Thieren. Ich habe ein Versuchsthier bis zu einer Zeitdauer von fast 14 Monaten gehalten (Versuch Nr. 131), ohne dass eine Änderung in der Bewegung und Reizbarkeit eingetreten wäre, ebenso wenig wurde gesehen, dass eine Gefäßverbindung beider Theilstücke zu Stande kam. Die histologische Untersuchung wird indessen für viele Versuche zeigen, dass eine Anzahl kleiner Kollateralbahnen zwischen den entsprechenden Gefäßen der Theilstücke die Cirkulation vermitteln.

Versuch Nr. 131 (Fig. 4). — 1 Thier. — Autoplast. Vereinigung mit Exstirpation des Clitellums bei *Allol. terrestris* am 23. März 1896. — Am 15. Mai 1897 fand ich das Thier in guter Verfassung vor. — Alter der Vereinigung also 13 Monate 22 Tage. Die Drehung beträgt genau 180° .

Ein anderes Versuchsthier hielt ich bis zu 10 Monaten; eine weitere Ausdehnung der Beobachtungszeit war im Allgemeinen nicht angängig, da im Interesse der histologischen Untersuchung die Abtödtung erfolgen musste. Nach meinen Erfahrungen hätte indessen einer Ausdehnung der Beobachtung auf eine bedeutend längere Zeit nichts im Wege gestanden, da ja die Ernährung in normaler Weise von statten ging, und eine allmähliche sekundäre Trennung, an die man vielleicht denken könnte, bei gut verwachsenen Thieren, gleichgültig welcher Art die Vereinigung war, noch niemals vorgekommen ist. Eine größere Anzahl von Versuchsthieren wurde in entsprechenden Altersstadien von 6, $4\frac{1}{2}$, 4, $3\frac{1}{2}$, 3 etc. Monaten beobachtet und konservirt. Für alle diese Thiere gilt dasselbe, was von dem 14 Monate alten Individuum gesagt wurde.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass auch bei Vereinigungen unter Drehung der Theilstücke gegen einander um 180° die Verwachsung eine dauernde ist; weiterhin, dass der Darm beider Theilstücke stets in funktionsfähige Verbindung tritt; dass endlich die nervöse Einheit des Individuums niemals hergestellt wird.

Um die wichtige Frage nach einer sekundären Rotation der Theilstücke zur normalen Stellung zur Entscheidung zu bringen, untersuchte ich die sämmtlichen gut vereinigten Versuchsthier auf das Genaueste. Im Ganzen wurden 24 lebende und konservirte Exemplare in den verschiedensten Altersstadien geprüft. Es ergab sich dabei, dass von diesen 24 Exemplaren alle Thiere, mit Ausnahme von 6, eine genaue Vereinigung unter einem Drehungswinkel

von 180° zeigten. Betrachten wir diese 6 Objekte näher, so konstatieren wir zunächst, dass dieselben den verschiedensten Altersstadien angehören, ferner dass die Abweichungen von dem vorausgesetzten Drehungswinkel sämtlich sehr klein sind; bei den größten Abweichungen steht der dorsalen Medianlinie des Kopfstückes nicht die ventrale Medianlinie des Schwanzstückes, sondern dessen rechte oder linke Reihe der Ventralborsten gegenüber. Außer bei zwei Objekten (Versuch 172) finden sich an der Operationsstelle oder deren benachbarten Segmenten keine Andeutungen (Zerrungslinien, schief verlaufende Segmentgrenzen), die dafür sprechen, dass eine sekundäre

Fig. II.



Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 180° (Versuch Nr. 172). Ansicht der Verwachsungsstelle. v. Kopfstück von der Dorsalseite; h. Schwanzstück von der Ventralseite. Vergr. ca. 10.

Rotation stattgefunden hätte. Was die beiden erwähnten Versuchsthiere Nr. 172 (Alter 100 Tage) anbelangt, so finden wir bei beiden die oben angegebene größte Abweichung; bei dem einen zieht eine schwache, kaum sichtbare strangförmige Erhabenheit schräg von der Dorsallinie des Schwanzstückes zur Ventrallinie des Kopfstückes. Bei dem anderen Thier finden wir das in der beistehenden Skizze (Figur II) veranschaulichte Verhalten der Segmente.

Man sieht, dass die Richtung der schräg verlaufenden Segmentgrenzen der Richtung der Rotation des Schwanzstückes nach links entspricht.

Bei dem vereinzelt Vorkommen der Abweichungen von der vorausgesetzten Drehung, bei ihrer Kleinheit und dem Fehlen von entsprechenden Abnormitäten bei der überwiegend großen Mehrzahl der Thiere, müssen wir annehmen, dass im Allgemeinen eine sekundäre Rotation der Theilstücke nicht stattfindet; wahrscheinlich sind die erwähnten sechs Abweichungen (vielleicht mit Ausnahme der beiden Thiere Nr. 172) zurückzuführen auf ungenaue Vereinigung bei der Operation. Dieses Ergebnis stimmt mit den entsprechenden Befunden der vorigen Versuchsreihe vollkommen überein.

Das bereits oben (pag. 458) erwähnte Bestreben der nicht vereinigten Nervenketten, die ihnen fehlenden Theile zu ersetzen, führte auch bei zwei Versuchen dieser Reihe zu Regenerationen, und zwar wurde in einem Falle ein Schwanz, in dem andern ein Kopf neugebildet. Betrachten wir diese bemerkenswerthen Erscheinungen etwas näher, und zwar zunächst die Schwanzregeneration, wie ich sie bei einem Thier des Versuches Nr. 150 beobachten konnte (Fig. 5 a und b).

Nach dem Abstoßen sämtlicher Nähte innerhalb der ersten 7 Tage nach der Operation stellte es sich heraus, dass die Verbindung der Theilstücke eine unvollkommene war: das Kopfstück zeigte sich nahe der Vereinigungsstelle verdünnt und stand mit der Wundfläche des Schwanzstückes nur in einseitiger Verbindung; immerhin war dieselbe aber doch ausreichend, um eine gänzliche Trennung zu verhindern. Am 49. Tage nach der Operation konnte man an der Vereinigungsstelle, und zwar vom Kopfstück ausgehend, eine kleine Regenerationsknospe bemerken. Nach Ablauf von 3 Monaten hatte das Regenerat bereits eine Länge von annähernd 1 cm erreicht und bestand aus 28 Segmenten (Fig. 5 b). Die nähere Besichtigung ergab, dass wir es hier mit der Neubildung eines Schwanzes zu thun hatten. Derselbe bildete die unmittelbare Fortsetzung der Ventralseite des Kopfstückes, während das letztere mit dem dorsalen Theil seiner ehemaligen Wundfläche in die ventrale Partie des transplantierten Schwanzstückes überging. Das neugebildete Schwanzstück zeigte, trotz seiner Kleinheit, bereits eine Koordination seiner Bewegungen mit denen des Kopfstückes. Reizungsversuche ergaben eine nervöse Verbindung zwischen Kopfstück und neugebildetem Schwanzstück. Trotzdem das letztere ein bedeutendes Wachsthum zeigte, trat doch keine Trennung der transplantierten Theilstücke ein. Nach Ablauf von 4 Monaten wurde das Thier zum Zwecke der histologischen Untersuchung abgetödtet.

Die Neubildung eines Kopfes an der Vereinigungsstelle wurde bei einem Thier des Versuches Nr. 173 beobachtet (Fig. 6 a und b). Es handelte sich dabei nicht um eine derartig schlechte Vereinigung der Wundflächen, dass ein Theil derselben frei lag, wie es im vorstehenden Falle beschrieben wurde, sondern die Verbindung der Wundflächen war eine vollkommene, nur hatte sich zwischen Dorsalseite des Kopfstückes und der Ventralseite des Schwanzstückes ein reichliches »Narbengewebe« ausgebildet, welches die Theilstücke wie ein Keil aus einander drängte (Fig. 6 b). Aus diesem Narbengewebe entwickelte sich eine kleine Knospe, die bald größer wurde und bei genauerer Untersuchung und Beobachtung sich als die Anlage eines neuen Kopfes herausstellte, dessen Ventralseite in die entsprechende Partie des Schwanzstückes direkt überging. Das Wachsthum der Neubildung geschah in der Richtung nach vorn und oben. Das erste Auftreten des Regenerates wurde 35 Tage nach der Operation beobachtet. Nach Ablauf von 2 Monaten hatte die Neubildung die Größe von $\frac{1}{2}$ cm erreicht und zählte sieben bis

acht Segmente (Fig. 6 b). Die letzteren wiesen mehrfache Anomalien auf, und zwar bestanden dieselben in einem »compound metamere« (MORGAN [76]) und einer Spirale mit zwei Windungen. Eine Trennung der transplantierten Theilstücke fand hier ebenfalls nicht statt. Nach 3 Monaten wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei tadelloser Vereinigung konservirt. Bemerkenswerth für die Regeneration des Vorderendes überhaupt ist dieser Fall noch desshalb, weil hier ein deutliches Kopfregerat nach Verlust der vorderen Körperpartie bis zur Hälfte des ganzen Thieres, also von weit mehr als 15 Segmenten, aufgetreten ist. HESCHELER (53) giebt dagegen an, dass in solchen Fällen keine deutlichen Kopfregerate mehr vorkommen.

Vergleichen wir die beiden interessanten Objekte nunmehr mit den im vorigen Abschnitt beschriebenen Fällen von Schwanz- und Kopfregeration (of. pag. 458 bis 460) und machen wir uns die Art und Weise der Entstehung derartiger Regenerationen klar.

Auffällig ist zunächst, dass die Regenerationen an der Vereinigungsstelle ausschließlich bei solchen Transplantationen vorkommen, bei welchen die freien Enden der Nervenketten in Folge zu großer Entfernung von einander verhindert sind, in Verbindung mit einander zu treten: das sind die meisten Transplantationen mit einer Längsdrehung der Theilstücke um 90° und alle mit einer Drehung um 180° . — Dagegen wurde das Auftreten von Regeneraten an der Vereinigungsstelle normaler Transplantationen und bei kleiner Drehung, wobei die Ganglienketten sich verbinden können, noch niemals beobachtet. — Diese Thatsache in Verbindung mit dem Umstand, dass die Regenerate stets an der Ventralseite des betr. Theilstückes, aus welchem sie hervorgehen, ihren Ursprung nehmen, und ferner, dass der Bauchstrang des letzteren sich kontinuierlich in das Regenerat fortsetzt, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, dass dem Nervensystem eine gewisse Bedeutung bei der Entstehung derartiger Regenerate zukommt, und zwar nicht nur dem aboralen, sondern auch dem oralen Nervenstumpf.

Schon a priori sind wir zu der Annahme berechtigt, dass die Nervenketten, nachdem ihre Vereinigung nicht erfolgen kann, bestrebt sein werden, die ihnen fehlenden Theile des Systems zu ersetzen, d. h. mit anderen Worten, die Regeneration eines Schwanzes resp. Kopfes anzuregen. Die Wachstumsrichtung eines solchen Regenerates muss, da sie nicht in der Körperlängsachse liegen kann, eine seitliche sein. In den meisten Fällen wird eine solche

Regeneration nach erfolgter Verwachsung der Körperwände wohl unterdrückt werden, dass sie aber unter Umständen eintreten kann, besonders dann, wenn die Vereinigung unvollkommen ist, oder eine größere Partie des jungen Narbengewebes frei liegt, zeigen die beschriebenen Fälle.

Aus den vorstehenden Ausführungen können wir den Schluss ziehen, dass dem Nervensystem für die Regeneration eine gewisse Bedeutung beizumessen ist; ja wir können noch einen Schritt weiter gehen und das Nervensystem als einen der wichtigsten Faktoren, welche die Regeneration bestimmen, ansehen! Diese Annahme wird noch weiter unterstützt durch die Art und Weise der Regeneration von Köpfen bei der Vereinigung zweier Schwanzstücke und ferner der Regeneration des Kopfendes bei gewissen Transplantationen von Stücken des Hautmuskelschlauches. Auch bei der Entstehung eines Theiles der Doppelbildungen, wie sie in der freien Natur vorkommen, und welchen die vier beschriebenen Fälle von künstlicher Doppelbildung zu vergleichen sind, spielt die Ganglienkette eine große Rolle. Ich muss bezüglich dieser letzteren Bemerkungen auf die ausführlichen Darstellungen in den betr. Kapiteln verweisen.

e. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem »verkürzten« Thier.

Bei allen bisherigen Versuchen waren die beiden Theilstücke bezüglich ihrer Länge stets so gewählt worden, dass das neugebildete Individuum in seinen Organen und der Anzahl seiner Segmente wieder einem normalen Wurm entsprach. Wurde z. B., wie es meist geschah, um die Autotomie zu vermeiden, die Vereinigungsstelle in die vordere Körperhälfte verlegt, so nahm ich ein Kopfstück, welches das vordere Körperdrittel, ein Schwanzstück, das die beiden hinteren Körperdrittel umfasste.

Die Versuche dieses Abschnittes zeichnen sich dagegen dadurch aus, dass die beiden Theilstücke sich nicht zu einem vollständigen Wurmkörper ergänzen, sondern dem neugebildeten Individuum fehlt eine mehr oder weniger große Partie des mittleren Körpers, und damit ist in allen Fällen zugleich der Verlust bestimmter Organe verbunden. Es fragt sich nun: 1) werden diese fehlenden Organe wieder ersetzt? und 2) wenn es geschieht, von welchem der präexistirenden Gewebelemente geht die Neubildung aus? Diese Frage ist für die Organbildung, für die Entwicklungsgeschichte überhaupt von so

großer Bedeutung, dass es sich wohl lohnte, das Hauptgewicht gerade auf diese Versuche zu legen.

Diese Transplantationen lassen sich je nach der Art der fehlenden Organe in drei Gruppen einteilen.

a. Thiere ohne Geschlechtsorgane.

Die Genitalorgane des Regenwurmes liegen bekanntlich in den Segmenten 9—15. Durch Abzählen der Metameren ist es möglich, ziemlich genau die richtigen Operationsstellen zu treffen. Die Vereinigung geschah in der üblichen Weise durch vier Seidenligaturen.

Dem Gelingen der Versuche stellte sich indessen eine bedeutende Schwierigkeit in den Weg. Dieselbe bestand in der geringen Lebensfähigkeit der abgeschnittenen ersten acht Segmente, welche bei fast allen Thieren meist nach 2—6 Tagen trotz guter Vereinigung der Theilstücke vollkommen abstarben, so dass eine dauernde Vereinigung der Versuchsthiere fast unmöglich erschien.

Diese Misserfolge veranlassten mich, solche Theilstücke auf ihre Lebensfähigkeit im freien Zustand näher zu untersuchen. Zu dem Zwecke schnitt ich einer größeren Anzahl von Würmern (*Lumbricus rubellus* und *Allolobophora terrestris*), ohne sie vorher betäubt zu haben, die ersten acht Segmente ab und hielt letztere wie gewöhnlich in Gläsern mit feuchtem Fließpapier. Es ergab sich, dass nach Verlauf von 2—4 Tagen sämtliche Stücke von *Lumbricus rubellus* und ein Theil der Stücke von *Allolobophora terrestris* abgestorben waren. Nur einige Stücke der letztgenannten Art blieben längere Zeit am Leben (und zwar waren es solche, die von jüngeren Thieren stammten), ohne indessen zu regeneriren. Das gleiche Verhalten zeigten auch extirpirte freie Geschlechtszonen (Segment 9—15). Aus diesem Versuch ließ sich der Schluss ziehen, dass die die ersten acht Segmente umfassenden Theilstücke von *Lumbricus rubellus* überhaupt nicht lebensfähig sind, diejenigen von jüngeren Exemplaren der *Allolobophora terrestris* können dagegen unter günstigen Bedingungen oft eine Zeit lang am Leben erhalten werden.

Über die geringe Lebensfähigkeit der abgeschnittenen vorderen Segmente liegen mehrfache Beobachtungen vor. Schon BONNET (15) giebt an, dass die ersten und letzten Segmente des Wurmes nicht lebensfähig seien; die Ursache sucht er, wohl ganz mit Recht, in dem Verhalten des Rückengefäßes. BÜLOW (17) bestätigt diese Angabe für *Lumbriculus*. Bei den Lumbriciden konnte HESCHELER (53) feststellen, dass Stücke, die aus den 15 ersten Segmenten bestanden,

meist innerhalb der ersten Woche starben, ohne ein Zeichen von Regeneration.

Man müsste also streng genommen die Versuche dieser Reihe der zweiten Hauptgruppe: »Transplantationen von Theilstücken ohne selbständige Existenzfähigkeit« unterordnen. Aus äußeren Gründen habe ich indess die Versuche an dieser Stelle behandelt.

Zu den Transplantationsversuchen dieser Reihe verwandte ich für die Folge nur noch nicht geschlechtsreife Individuen von *Allolobophora terrestris*, und zwar wurden die Kopfstücke vor der Operation nicht betäubt, da diese Manipulation mir nicht günstig zu sein schien.

Trotz dieser Vorsichtsmaßregeln und trotz sorgfältigster Ausführung der Operation misslangen doch fast alle Versuche. Von 45 operirten Thieren erhielt ich nach vielen Bemühungen endlich 4 gute und lebensfähige Vereinigungen in normaler Stellung. Es sind dies:

Versuch Nr. 190. — 1 Thier mit schwach entwickeltem Clitellum. — Operirt am 7. Juli 1896. — Am 15. Mai 1897 ist das Thier noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 10 Monate 8 Tage.

Versuch Nr. 204. — 2 Thiere ohne Clitellum. — Operirt am 12. August 1896. — Am 15. Mai 1897 ist bei beiden die Vereinigung noch gut und das eine Thier auch noch vollkommen lebensfrisch. Das andere zeigte sich etwas matt; es wurde in Folge dessen konservirt. — Alter der Vereinigung also 9 Monate 3 Tage.

Versuch Nr. 205. — 1 Thier ohne Clitellum. — Operirt am 12. August 1896. — Am 16. März 1897 ist das Thier todt, nachdem es am 18. Februar 1897 noch vollkommen frisch war. — Alter der Vereinigung also 7 Monate 6 Tage.

Was die Bewegung der Versuchsthiere unmittelbar nach der Operation anbetrifft, so geht der Anstoß dazu stets aus vom Schwanzstück. Das Kopfstück verhält sich bei der Lokomotion ziemlich ruhig oder macht schwache autonome Bewegungen. Stets wird das letztere vom Schwanzstück einfach fortgeschoben und nicht selten mit solcher Heftigkeit gegen die Glaswand des Gefäßes gedrückt, dass sein Körper vollkommen eingeknickt erscheint.

Nach 20—30 Tagen, bei dem einen Thier etwas früher, bei dem andern etwas später, änderte sich dieses Verhalten derart, dass nunmehr auch das Kopfstück sich an der Bewegung theilte, indessen war seine Aktion doch noch so schwach, dass es theilweise, wie früher, vom Schwanzstück fortgeschoben wurde. Die Kontraktions-

wellen des Kopfstückes setzten sich auf das Schwanzstück fort. Erfolgte eine Rückwärtsbewegung des Thieres, so ließ sich das Kopfstück stets in maximal kontrahirtem Zustand, und ohne sich zu bewegen, nachziehen. Reizungsversuche ergaben deutliche Zuckung der äußersten Schwanzspitze bei Berührung des Kopfstückes. Es war also bei sämtlichen Versuchsthieren in der Zeit vom 20. bis 30. Tage nach der Operation eine nervöse Verbindung der Theilstücke eingetreten.

Über die Darmvereinigung vermag ich nichts Näheres anzugeben, da die Thiere bislang noch keine Nahrung zu sich genommen haben. Der Darm ist bei allen vollkommen leer. Eine Gefäßkommunikation scheint eingetreten zu sein, jedoch lässt sich Genaueres bei der starken Pigmentirung der Dorsalseite nicht feststellen.

In Betreff des Hauptpunktes: Neubildung der Geschlechtsorgane, ist der Befund selbst nach 9 resp. 10 Monaten ein vollkommen negativer. Äußerlich lässt sich bei keinem Thier eine Spur der Geschlechtsöffnungen oder sonstigen Geschlechtsmerkmale auffinden. Für besonders bedeutungsvoll halte ich das Aussehen des Clitellums. Die Ausbildung desselben muss bei seiner Funktion als Begattungsorgan mit der Entwicklung der Geschlechtsorgane unbedingt gleichen Schritt halten. Wie oben angegeben, besaß nur das eine Thier des Versuchs Nr. 190 ein in der Ausbildung begriffenes Clitellum; das letztere verschwand im Verlaufe von 2 Monaten fast vollständig, nur an der Ventralseite treten jetzt noch die Tubercula pubertatis als kaum sichtbare, heller gefärbte, schwach erhabene Stellen hervor. Eine Wiederausbildung des Clitellums hat bis jetzt noch in keiner Weise stattgefunden. Bei den übrigen 3 Thieren der Versuche Nr. 204 und 205 ist bis jetzt ebenfalls noch nicht die Spur eines Clitellums sichtbar. Wir können so mit ziemlicher Gewissheit den Schluss ziehen, dass eine Regeneration der Geschlechtsorgane nach Verlauf von 10 Monaten nicht erfolgt.

Innerhalb welcher Zeit eine solche Regeneration statt hat, oder ob sie überhaupt erfolgt, lässt sich vorläufig mit unbedingter Sicherheit nicht bestimmen. Die vielfachen Erfahrungen, die ich über das Verhalten der Theilstücke nach ihrer Verwachsung zu machen Gelegenheit hatte, und die in den vorhergehenden Versuchsreihen zum Theil niedergelegt sind, sprechen dagegen, dass eine Neubildung der Geschlechtsorgane auch nach längerer Zeit stattfindet. Jedes Theilstück behält in der Verbindung, sei es eine homo-, sei es eine heteroplastische, seine Eigenthümlichkeiten bei; sogar bei Verbindungen

unter verschiedenen Individuen derselben Art ändert sich nichts z. B. an den individuellen Färbungsdifferenzen. Ebenso spricht Alles dagegen und ist auch noch niemals beobachtet worden, dass eine Änderung im äußeren oder inneren Bau der Theilstücke sich vollzieht. Jeder Komponent einer durch Transplantation hergestellten Verbindung bleibt auch in seiner Organisation unverändert, er bleibt in dieser Beziehung ein selbständiges Individuum, so, wie es durch die Zertheilung des intakten Wurmes geschaffen wurde.

Die Neubildung der Genitalorgane bei einfacher Regeneration des Vorderendes ist, so viel auch schon über die Regeneration im Allgemeinen gearbeitet wurde, noch vollkommen unbekannt; positive Thatsachen fehlen noch gänzlich. Die einzige Notiz, die mir über diese Frage bekannt geworden ist, findet sich bei HESCHELER (53). Dieser Autor glaubt auf Grund seiner Regenerationsversuche an Vorderenden annehmen zu können, dass eine Neubildung der Geschlechtsorgane nicht stattfindet. Beim Durchsehen der Präparate wurde es sofort klar, »dass diese regenerirten Segmente stets den vordersten entsprechen, d. h. wenn auf 15 abgeschnittene vier regenerirt werden, so sind dies die vier ersten eines intakten Wurmes. Daraus folgt der wichtige Schluss, dass die Geschlechtsorgane nicht wieder ersetzt werden können, wenn das eben Festgestellte als Regel gilt, denn diese liegen in der Region vom 9.—15. Segmente.« »Ich halte den Einwand, dass nachträglich noch mehr Segmente gebildet und die Würmer noch geschlechtsreif werden können, für eine Reihe von Fällen als sicher ausgeschlossen.«

Auf diese Annahme HESCHELER's hier näher einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht; jedenfalls aber scheint mir aus den Worten des Autors hervorzugehen, dass eine Neubildung von Geschlechtsorganen nur dann erfolgen kann, wenn die Geschlechtssegmente als solche regenerirt werden, dass aber niemals, wenn dies nicht geschieht, die Geschlechtsorgane in den betr. alten Segmenten neu entstehen. Ist diese Ansicht HESCHELER's richtig, so müssen wir nothgedrungen dasselbe für unsere Transplantationsindividuen, die der Geschlechtsorgane entbehren, annehmen, denn nach der Verwachsung der inneren Organe, die, wie wir gesehen haben, sehr bald erfolgt, gleicht das durch Exstirpation der betr. Segmente geschlechtslos gemachte Individuum genau jenen geschlechtslosen Würmern mit Kopfgenerat.

Mit den oben gemachten Erörterungen steht die Annahme HESCHELER's vollkommen in Einklang.

β. Thiere ohne Clitellum.

Das Clitellum schien mir für die Frage nach der Neubildung von Organen außerordentlich günstige Verhältnisse darzubieten; denn abgesehen von seiner für die Kontrolle ausgezeichneten Lage an der Körperoberfläche ist man zu der Annahme berechtigt, dass das Clitellum kein selbständiges Organ ist, sondern in seiner Zugehörigkeit zum Begattungsapparat in einer vollkommenen physiologischen Abhängigkeit von den Genitalorganen steht, und zwar derart, dass mit der Entwicklung derselben das Auftreten des Clitellums Hand in Hand geht, und ferner, dass die Exstirpation der Genitalorgane eine Rückbildung des Gürtels im Gefolge hat. Man muss so nothgedrungen die Funktion der Genitalorgane als bestimmenden Faktor für das Auftreten und Verschwinden des Clitellums ansprechen. Exstirpiert man nun dasselbe bei einem Thier mit gut entwickelten Geschlechtsorganen, so sollte man annehmen, dass durch den Einfluss der letzteren eine baldige Neubildung des Gürtels sich vollziehen müsse. Diese Voraussetzung erfüllte sich bei den angestellten Versuchen jedoch in keinem Falle.

Im Gegensatz zu den Transplantationen mit Exstirpation der Geschlechtsorgane ist hier die Schwierigkeit, eine lebensfähige Vereinigung zu erzielen, nicht groß. Die Lage des Clitellums gestattet es, das Kopfstück so groß zu wählen, dass dasselbe in allen Fällen eine vollkommen selbständige Existenzfähigkeit besitzt¹⁾. Die Transplantationen gelingen daher ebenso leicht, wie gewöhnliche normale Vereinigungen. Als Versuchsobjekt diente ausschließlich *Allolobophora terrestris*, deren geschlechtsreife Individuen sich durch ein gut entwickeltes Clitellum auszeichnen. Die Verbindungen waren fast sämtlich autoplastisch.

Wie bei normalen Vereinigungen, so verbinden sich auch hier innerhalb der für jene angegebenen Zeit die longitudinalen Organe. Auch bezüglich des physiologischen Verhaltens der operirten Thiere verweise ich auf die entsprechende Darstellung bei der normalen Transplantation.

Von den Versuchsthieren möchte ich nur drei besonders anführen:

Versuch Nr. 122. — 2 Thiere. — Operirt am 6. März 1896

¹⁾ Die freien Clitellarsegmente gehen dagegen in fast allen Fällen in wenigen Tagen zu Grunde. Auch hier ist die Lebensfähigkeit bei *Allolobophora terrestris* größer als bei *Lumbricus rubellus*.

— Am 15. Mai 1897 waren beide noch gut vereinigt und lebensfrisch. — Alter der Vereinigung also 14 Monate 9 Tage.

Versuch Nr. 131 (Fig. 4). — 1 Thier. — Operirt am 23. März 1896. — Autoplastische Vereinigung unter Drehung von 180° . Am 15. Mai 1897 erschien das Thier gut vereinigt und vollkommen lebensfrisch. — Alter der Vereinigung also 13 Monate 22 Tage.

Außerdem besitze ich noch einige jüngere Stadien.

Bei sämtlichen Versuchsthieren, die zur Zeit noch alle leben, ist bis jetzt noch keine Spur eines Clitellums wahrzunehmen, während die Geschlechtsorgane sich, wie bei der Operation, auf der Höhe ihrer Entwicklung befinden.

Dieser Befund ist um so bedeutungsvoller, als die Genitalorgane gut ausgebildet erscheinen, und eine Beeinflussung der Entwicklung des Clitellums seitens der ersteren, wie wir gesehen haben, außer allem Zweifel steht.

Ziehen wir außerdem noch in Betracht, dass sämtliche Organsysteme der beiden Theilstücke bald nach der Operation sich verbunden haben, mit Ausnahme des einen Thieres Nr. 131, so muss sich uns die Überzeugung aufdrängen, dass, wenn eine Neubildung des Clitellums überhaupt erfolgt, dieselbe nach Ablauf eines Zeitraumes von 14 Monaten bei der exponirten Lage des Organs zum mindesten in ihrem Anfang nachweisbar sein müsse.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass eine Neubildung des exstirpirten Clitellums überhaupt nicht erfolgt. Um jeden Zweifel zu zerstreuen, werden die Versuchsthierc indessen noch weiter beobachtet werden.

Dieses Ergebnis steht vollkommen in Einklang mit den Auseinandersetzungen, welche ich im vorigen Abschnitt (pag. 471) gegeben habe und ist durchaus geeignet den dort aufgestellten Satz von der Unveränderlichkeit der äußeren Merkmale und der Organisation jedes Theilstückes vollständig zu bestätigen.

γ. »Bedeutend verkürzte Thiere« (ohne Geschlechtsorgane und Clitellum). (Fig. 7.)

Während die Exstirpation der Geschlechtsorgane resp. des Clitellums immer nur den Verlust einer wenige Segmente umfassenden Körperpartie bedeutete, und somit die Verkürzung des Gesamtkörpers des neuen Individuums nicht in besonderem Maße in die Augen fiel, so handelt es sich hier um Individuen, die durch Vereinigung nur der äußersten Körperenden dargestellt wurden, und

die die Bezeichnung »verkürzte Thiere« in besonderer Weise verdienen.

Da bei den darzustellenden »bedeutend verkürzten Thieren« die Geschlechtslosigkeit vorgesehen war, also das Kopfstück nur die ersten acht Segmente umfassen durfte, so stieß eine dauernde Vereinigung hier auf dieselben Schwierigkeiten, wie bei den einfachen Geschlechtsversuchen.

Die Zahl der Segmente des Schwanzstückes wurde verschieden groß gewählt; auf weniger als 15—10 Segmente durfte indessen das zu transplantirende Schwanzstück nicht reducirt werden, da bei dieser Anzahl die Grenze der Lebensfähigkeit der äußersten Schwanzsegmente zu liegen scheint.

Eine existenzfähige Vereinigung eines die acht ersten Segmente umfassenden Kopfstückes mit einem Schwanzstück von weniger als zehn Segmenten kann ich, nach meinen Erfahrungen als direkt unmöglich bezeichnen; wie es auch ja schon an und für sich höchst unwahrscheinlich erscheint, aus zwei nicht oder in beschränktem Maße lebensfähigen Komponenten eine lebensfähige Verbindung herzustellen.

Bei zwei Thieren des Versuches Nr. 286 (Fig. 7) gelang es, eine dauernde Vereinigung zu erzielen. — Am 5. November 1896 wurde die Operation vorgenommen; das Kopfstück umfasst bei beiden die ersten acht, das Schwanzstück die letzten 36 bzw. 42 Segmente. Die Lokomotion der Versuchsthiere unmittelbar nach der Operation war sehr erschwert. Meist lagen dieselben ruhig in ihrem Behältnis, erst wenn besondere Reize auf sie einwirkten, wurde ein Versuch zur Fortbewegung gemacht. Der Anstoß zu einer Bewegung ging auch hier stets vom Schwanzstück aus, während das Kopfstück sich völlig passiv verhielt; da indessen das erstere bei seiner Kleinheit nicht die Kraft besaß, das indifferente Kopfstück ohne Weiteres vor sich her zu schieben, so musste der Bewegungsversuch bald wieder aufgegeben werden. Reizungsversuche ergaben eine Zuckung nur des gereizten Theilstückes.

Am 18. bzw. 20. November konnte ich eine Änderung dieses Zustandes, und zwar derart konstatiren, dass nunmehr auch das Kopfstück sich an der Bewegung betheiligte. Seine Kontraktionswellen setzten sich auf das Schwanzstück fort: die Bewegung war eine einheitliche. Reizungsversuche ergaben deutliche Zuckung des Schwanzstückes bei Berührung des Kopfes. Wir können also annehmen, dass eine Verbindung der Ganglienketten am 13. resp.

15. Tage nach der Operation eingetreten ist. Der ganze Darmkanal ist andauernd leer, ein Beweis dafür, dass eine Nahrungsaufnahme noch nicht erfolgen kann. Die Nähte sind sämtlich gelöst.

Am 14. April 1897 ergibt sich derselbe Befund; die Thiere sind also nach Ablauf von 5 Monaten 9 Tagen noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt.

Am 25. April 1897 fand ich beide Thiere todt vor. Aus der angegebenen Zeit geht hervor, dass es sich hier um eine dauernde Vereinigung der kleinen Theilstücke handelte. Die Thiere wurden, da sie sich weder in die Erde einzubohren noch Nahrung aufzunehmen vermochten, während der ganzen Beobachtungszeit in feuchtem Fließpapier gehalten. Dass dabei in absehbarer Zeit der Versuch ein Ende nehmen müsse, ist wohl klar; wundern muss man sich nur darüber, dass diese stark verstümmelten Thiere so lange gelebt haben. Für den Fall, dass es gelungen wäre, die Thiere zu ernähren, ist nicht anzunehmen, dass diese verkürzten Thiere diesen Zustand für die Dauer beibehalten haben würden. Nach meinen Erfahrungen würde in Folge des Bestrebens des Körpers, die volle Segmentzahl nach Möglichkeit wieder herzustellen, die normale Länge durch Zuwachs am Schwanzende später wieder erreicht worden sein.

f. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem
»verlängerten« Thier.

Während die im vorigen Abschnitt beschriebenen Versuchsthiere charakterisirt waren durch den Mangel einer mehr oder weniger großen mittleren Körperpartie, so zeichnen sich die Versuche dieses Abschnittes dadurch aus, dass das neue durch die Transplantation gewonnene Individuum eine bestimmte Körperregion und damit die in dieser liegenden Organe, z. B. die Geschlechtsorgane, in der Zweizahl besitzt. Der Gesamtkörper des neuen Thieres erscheint in Folge dessen verlängert.

Wie im vorigen Abschnitt, so war auch hier mein Hauptaugenmerk auf das Verhalten der Geschlechtsorgane gerichtet. Hatten wir es dort mit geschlechtslosen Individuen zu thun, so mussten hier durch die Transplantation solche mit doppeltem Genitalapparat und eventuell doppeltem Clitellum entstehen. Die Frage war nun: vereinigen sich beide Theilstücke zu einem neuen Individuum, und wie gestalten sich dessen geschlechtlichen Funktionen?

Leider ist mir, wie ich vorweg bemerken will, die Beantwortung der Frage nicht gelungen; denn die Versuchsthiere vermochten aus

bestimmten gleich zu erörternden Gründen nur eine kurze Zeit zu leben.

Die Versuchsanordnung war folgende: das Kopfstück umfasste den vorderen Körpertheil eines Wurmes bis inklusive Clitellum und einige folgende Segmente (also ca. 40 oder mehr), das Schwanzstück bestand aus einem der ersten acht Segmente beraubten, sonst aber vollständigen, Wurmkörper. Die Vereinigung erfolgte auf die gewöhnliche Art und Weise durch vier Seidenligaturen.

Trotz sorgfältigster Verbindung der Theilstücke fand bei den meisten Thieren innerhalb der ersten 2—3 Tage nach der Operation eine Trennung in der Weise statt, dass das Kopfstück durch Autotomie mehrere Segmente nahe der Vereinigungsstelle abstieß. Dieselben blieben, durch die Nähte gehalten, dem Schwanzstück anhaften. Vielfach starben diese kleinen abgeschnürten Stückchen trotz ihres Zusammenhanges mit der Wundfläche des Schwanzstückes in einigen Tagen ab; in anderen Fällen erhielten sie sich indessen lebend und verwuchsen mit dem Schwanzstück, so dass doch eine Transplantation, wenn auch nicht die ursprünglich beabsichtigte, zu Stande gekommen war. Auf diese Art von Pfropfung werde ich unten näher einzugehen haben. Die Autotomie trat sicher ein bei all denjenigen Versuchsthieren, bei welchen die Schnittstelle des Kopfstückes weiter nach hinten angebracht worden war, als oben angegeben. Oft aber störte sie die Versuche auch dann, wenn jene Schnittstelle vor dem Clitellum lag.

Bei den vereinigt gebliebenen Versuchsthieren stießen sich im Verlauf der ersten acht Tage die sämmtlichen Nähte von selbst ab; die Vereinigung erwies sich meist gut. Indessen machte sich bei den in feuchtem Fließpapier gehaltenen Thieren nach 7—10 Tagen eine eigenthümliche Erscheinung bemerkbar: während der Darm des Schwanzstückes sich in den ersten Tagen nach der Operation geleert hatte und auch weiterhin in diesem Zustand verblieb, zeigte das Kopfstück vor der Vereinigungsstelle eine immer stärker werdende Auftreibung, bis es schließlich ein dickes, flaschenförmiges Aussehen angenommen hatte. Zugleich wurde es matt und betheiligte sich schließlich in keiner Weise mehr an der Fortbewegung, so dass es vom lebhaft vorwärtskriechenden Schwanzstück einfach als unbewegliche Masse fortgeschoben wurde. Nach 12—14 Tagen starb gewöhnlich das Kopfstück ab. Die nähere Untersuchung ergab, dass der Tod in Folge von Darmzerreißung eingetreten war. Der Darm, wie die Leibeshöhle war prall erfüllt von einer bedeutenden Menge

von Nahrungsballen, welche nicht im Stande gewesen waren, die Vereinigungsstelle zu passiren.

Wir erinnern uns, dass dem Schwanzstück die ersten acht Segmente entfernt worden waren. Der betreffende Schnitt traf gerade die Gegend des engen Ösophagus, dessen Lumen in Folge der Operation, wie ich mich an andern Objekten überzeugen konnte, sich vollständig verschloss, so dass nicht der geringste Darminhalt aus dem Kopfstück in das Schwanzstück überzutreten vermochte. Dieselbe Erfahrung machte ich bei allen in Fließpapier gehaltenen, auch wenn gut vereinigten Thieren. Der Versuch, vor der Vereinigungsstelle eine Darmfistel anzulegen, hatte keinen Erfolg; die Thiere gingen ebenfalls zu Grunde.

Bemerken will ich noch, dass ich bei einem Thier am 10. Tage eine Nervenverbindung beider Theilstücke nachweisen konnte.

Nach diesen ungünstigen Resultaten versuchte ich es, die Thiere in feuchter Kammer ohne jedwede Nahrung zu halten. (Vor der Operation war natürlich der Darm des Kopfstückes durch einen mehrtägigen Aufenthalt in feuchter Leinwand vollständig entleert worden.) Es zeigte sich indessen, dass auch allein durch die Aufnahme von Wasser eine Darmruptur erfolgen konnte. Ich war mir von vorn herein, auch ohne diese Erfahrung gemacht zu haben, wohl bewusst, dass ich auf diese Weise auch nicht würde zum Ziele gelangen können; denn die Nothwendigkeit einer über Jahre hinaus fortgesetzten Beobachtung würde bei den ungünstigen Lebensbedingungen in der feuchten Kammer wohl einen Erfolg vereitelt haben. Wenn ich indessen den Versuch unternahm, so geschah es lediglich aus dem Grunde, um nachzuweisen, dass eine dauernde Vereinigung möglich sei.

Meine Ansicht über die muthmaßliche Gestaltung der geschlechtlichen Funktionen des durch die Transplantation gewonnenen neuen Individuums geht dahin, dass beide Geschlechtsapparate neben einander selbständig funktionirt haben würden. Diese Ansicht stützt sich auf die an anderen Versuchsthieren gemachte Erfahrung, dass in jedem Falle das betreffende Theilstück bezüglich der Geschlechtsorgane seine volle Selbständigkeit bewahrt.

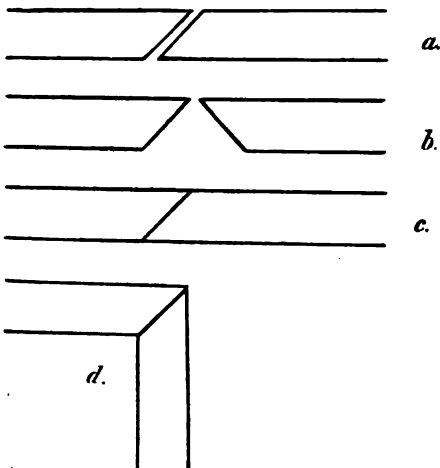
g. Vereinigung zweier Theilstücke mit schiefer Schnittfläche.

Bei sämmtlichen bisher aufgeführten Versuchen bildeten die zu vereinigenden Wundflächen der Theilstücke stets Querschnitte des

Körpers. — In diesem Abschnitt sollen dagegen solche Versuche beschrieben werden, bei welchen Theilstücke mit schiefen Wundflächen zur Verheilung gebracht wurden. Um eine bestimmte Norm für alle derartigen Versuche festzuhalten, wurde der schiefe Schnitt in allen Fällen unter einem Neigungswinkel von 45° gegen die Körperlängsachse angelegt; die so hergestellte Wundfläche ist nur wenig größer als diejenige eines genauen Querschnittes.

Wir haben zunächst zu unterscheiden zwischen einer Verbindung von zwei »gleichsinnig schiefen« Wundflächen und einer solchen

Fig. III.



Schema zur Erklärung der Vereinigung zweier Theilstücke mit schiefer Schnittfläche. a, c Vereinigung von »gleichsinnig schiefen« Wundflächen. b, d Vereinigung »entgegengerichtet schiefen« Wundflächen (Winkelbildung).

von zwei »entgegengerichtet schiefen« Wundflächen. Bei den ersteren (siehe Figur III a, c) resultirt aus der Vereinigung ein normal gestaltetes Thier, bei der letzteren (Fig. III b) dagegen ein Individuum, dessen Körper Winkelform besitzt (Figur III d).

Innerhalb dieser scharf von einander zu trennenden Gruppen ist die Vereinigung zweier schief dorso-ventral und eine solche zweier schief transversal verlaufender Wundflächen möglich. In allen Fällen handelt es sich um eine Vereinigung ohne Achsendrehung der Theil-

stücke, d. h. eine Vereinigung von Rücken mit Rücken und Bauch mit Bauch. Um eine Winkelbildung des Körpers durch Autoplastik zu erzielen, ist es nur erforderlich, aus dem Körper des Wurmes ein keilförmiges Stück zu excidiren und die so geschaffenen Wundflächen zur Vereinigung zu bringen; die Lage der Keilbasis bestimmt die Stelle der Konkavität des Winkels (Fig. III b). Die Verbindung der Theilstücke geschah bei »gleichsinnig schiefen« Wundflächen durch vier, bei »entgegengerichtet schiefen« Flächen durch sechs Seidenligaturen.

α. Vereinigung zweier »gleichsinnig schiefen« Wundflächen (Darstellung von normal gestalteten Individuen).

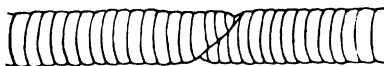
Diese Vereinigungen sind nicht viel schwieriger wie die gewöhnlichen »Vereinigungen in normaler Stellung«. Die Abstoßung der Nähte erfolgt, wie bei diesen, innerhalb der ersten 8 Tage. Häufig stoßen sich mit der von der Operationsstelle producirt schleimigen Masse die nekrotisch gewordenen scharfen Partien der Wundränder ab; in Folge dessen ist die Vereinigungsstelle auch stets durch eine mehr oder weniger tiefe Furche ausgezeichnet (Fig. IV). Hier und da werden kleine unregelmäßige Wucherungen der Wundränder wahrgenommen. Im Allgemeinen besitzt also die Vereinigungsstelle eine etwas unregelmäßigere Konfiguration, als bei den gewöhnlichen »Vereinigungen in normaler Stellung«.

Die Darmkommunikation erfolgt in 4—12 Tagen, also fast in derselben Zeit, wie bei jenen. Ebenso treten die Ganglienketten nach 12—16 Tagen in eine funktionsfähige Verbindung. Die Blutgefäßkommunikation stellt sich bei schief dorsoventralen Wundflächen schwerer her, als bei schief transversalen. Während im letzteren Falle die Pulsstelle günstigenfalls schon nach 10 Tagen die Vereinigungsstelle passirt, bildet sich im ersteren Falle meist ein Blut sinus, durch welchen in einem Falle erst nach Ablauf von 3 Wochen der Blutstrom sich fortsetzte.

Das gegenseitige Verhalten der Segmentgrenzen der Theilstücke ist sehr charakteristisch. Dieselben gehen nach Ablauf von 2—3 Monaten fast vollständig in einander über (Fig. IV), wobei Segmentanomalien nicht selten sind. Wie hat man sich diese Erscheinung zu erklären? Ich möchte sie mir folgendermaßen erklären.

Den äußeren Segmentgrenzen entsprechen im Innern die Dissepimente. Wir müssen a priori annehmen, dass der Wurmorganismus bei seiner nach allen Seiten hin sich bethätigenden Regenerationsfähigkeit bestrebt sein wird, bei eventuellen Defekten des Hautmuskelschlauches mit theilweiser Zerstörung der betreffenden Septen, diese Dissepimente, welche als wichtige Einrichtungen im Organismus der segmentirten Würmer zu betrachten sind, baldmöglichst und vollständig zu ersetzen. Denken wir uns nun zwei Theilstücke mit ihren gleichsinnig schiefen

Fig. IV.



Vereinigung zweier Theilstücke mit »gleichsinnig schiefen« Wundflächen. Darstellung des Verhaltens der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle.

Wundflächen vereinigt, so werden die verletzten Dissepimente beider Theilstücke vorwachsen, sich regeneriren.

Besteht zwischen den Theilstücken ein unsegmentirtes Narbengewebe (Regenerationsgewebe), so wird dasselbe von den vorwachsenden Septen durchzogen und so innerlich segmentirt. Mit dem Vorhandensein der Septen als Ausdruck der inneren Segmentirung geht einher die Bildung äußerer Segmentgrenzen. Da nun die Dissepimente von beiden Theilstücken aus vorwachsen, so müssen sie entweder einzeln auf einander treffen oder an einander vorbeiwachsen. Da Letzteres unzweckmäßig wäre, und da ferner hier gleichartige Organe einander gegenüber stehen, die wechselseitig einen »Richtungsreiz« (HERBST, 52) auf einander ausüben, so erscheint es wahrscheinlich, dass auch schließlich solche Dissepimente sich vereinigen, die nicht genau einander gegenüber standen. Es wird so eine Segmentirung des Narbengewebes und (nach einer bestimmten Zeit) eine mehr oder weniger vollständige Verschmelzung der Segmentgrenzen an der Transplantationsstelle bewirkt. Dass bei diesen Vorgängen Segmentanomalien vorkommen müssen, erscheint wohl ziemlich plausibel. Die Verschmelzung der Segmente an der Vereinigungsstelle bedingt eine bedeutend größere Einheitlichkeit des durch die Transplantation dargestellten Individuums und eine bessere Anpassung der Theilstücke an einander, zumal, wenn die Neubildung der Muskulatur nach ähnlichen Principien erfolgt, wie die Segmentirung. Dass die Stellung der Versuchsthiere bei der Lokomotion im Allgemeinen ebenfalls einen gewissen Einfluss auf die Gestaltung der Metamerie an der Transplantationsstelle hat, muss man annehmen.

Im Einklang mit dieser Erklärung steht die Thatsache, dass die eventuelle Segmentirung eines reichlich entwickelten Regenerationsgewebes, wie es bei Transplantationen von Schwanzstücken bisweilen vorkommt, zunächst ausgeht von einem eventuell stehen gebliebenen alten Segmentrest (vorausgesetzt natürlich, dass der betr. Operationschnitt den Körper nicht genau quer, sondern etwas schief traf). Auch hier hat man es mit einer im Innern verlaufenden Regeneration des betr. Segmentes zu thun. Die gänzliche Neuentstehung von Segmenten in solchem reichlich entwickelten Narbengewebe wird die histologische Untersuchung aufzuklären haben.

Bezüglich der Bewegung und des sonstigen Verhaltens der Versuchsthiere dieser Reihe gilt genau dasselbe, wie von »Vereinigungen in normaler Stellung«.

β. Vereinigung zweier entgegengerichtet schiefen Wundflächen
(Winkelbildung). (Fig. 8.)

Wie bereits oben erwähnt, wird eine Winkelbildung bei autoplastischer Vereinigung dadurch erzielt, dass man ein keilförmiges Stück excidirt und die so dargestellten entgegengerichteten Wundflächen vereinigt (siehe Textfigur III *b, d*). Durch entsprechendes Zuschneiden der Theilstücke lassen sich ebenso auch homo- und heteroplastische Vereinigungen erzielen. Die Lage der Keilbasis bezeichnet die Konkavität des Winkels.

Man kann Winkel der Frontalebene (bei schief transversalen Schnittflächen) und Winkel der Sagittalebene (bei schief dorsoventralen Schnittflächen) unterscheiden. Die letztgenannten Vereinigungen lassen noch die Modifikation zu, die Konkavität nach oben oder nach unten zu verlegen. — Dauernde Vereinigungen sind hier schwerer zu erzielen, wie bei den Versuchen der vorigen Reihe, da ein Ausreißen der Nähte bei der abnormen Stellung der Theilstücke außerordentlich häufig erfolgt. Auch Trennungen nach dem Abstoßen der Nähte wurden hier nicht selten beobachtet.

Betrachten wir zunächst einen Fall von Winkelbildung der Frontalebene an einem Individuum des Versuchs Nr. 169 (Fig. 8). Operation am 11. Juni 1896; autoplastische Transplantation bei *Lumbricus rubellus*. — Die Konkavität des Winkels liegt linksseitig.

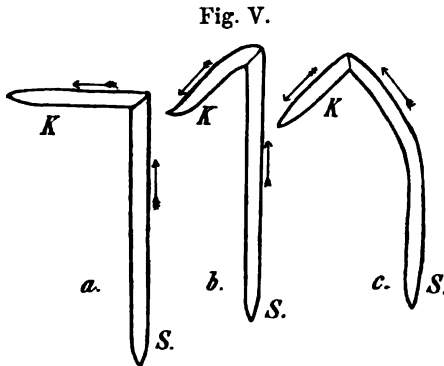
Die Lokomotion ist anfangs sehr gestört, indem das Schwanzstück meist, ohne sich an der Bewegung zu betheiligen, nachgezogen wird. Die ursprünglich rechtwinkelige Knickung des Körpers geht dabei über in einen stumpfen Winkel.

Am 15. Juni haben sich sämtliche Nähte abgestoßen; die Vereinigung erscheint gut. Der Eintritt der Darmkommunikation erfolgte am 20. Juni (also am 9. Tage). Über das Verhalten des Dorsalfäßes liegen Aufzeichnungen nicht vor.

Am 8. Juli (also nach 27 Tagen) konnte ich das Vorhandensein einer funktionsfähigen Verbindung der Ganglienketten konstatiren. Bei schwacher Reizung des Kopfstückes erfolgte eine deutliche Zuckung des äußersten Schwanzendes. In der Bewegung war eine deutliche Veränderung vor sich gegangen: die Kontraktionswellen des Kopfstückes theilten sich dem Schwanzstück mit; das ganze Thier bewegte sich nunmehr als einheitliches Individuum. Die ganze Art und Weise des Kriechvorganges war, bedingt durch die abnorme Stellung der Theilstücke, eine so eigenthümliche, dass es sich lohnt etwas näher darauf einzugehen.

Die Bewegung des ganzen Thieres war keine geradlinige, wie wir sie gewöhnlich beim normalen Regenwurm und auch bei allen vorher beschriebenen Versuchen finden, sondern eine deutliche Kreisbewegung, vergleichbar mit einer sog. »Zwangsbewegung«, wie sie bei einseitigen Hirnverletzungen der höheren Thiere beobachtet wird. — Wie kommt diese Kreisbewegung zu Stande?

Jedes der beiden Theilstücke hat das Bestreben sich in der Richtung seiner eigenen Längsachse fortzubewegen. Da nun die



Schematische Darstellung der Bewegung einer Vereinigung mit Winkelbildung. Die Pfeile deuten die jeweilige Bewegungsrichtung der Theilstücke an. *a* die Theilstücke in Ruhestellung. *b* Vorschubung des Schwanzstückes (*S*), Ablenkung des Kopfstückes (*K*). *c* Vorschubung des Kopfstückes (*K*) in der neuen Richtung, Ablenkung des Schwanzstückes (*S*).

Längsachsen der Theilstücke rechtwinkelig zu einander gestellt sind, so ist eine geradlinige Fortbewegung des ganzen Thieres unmöglich. Das Kopfstück versucht mittels einer Verdünnungswelle in der Richtung seiner Längsachse sich vorwärts zu schieben. Ist diese Verdünnungswelle des Kopfstückes auf das Schwanzstück übergetreten, so schiebt sich dieses ebenfalls vor, und zwar in der Richtung seiner Längsachse, und da es mit dem Kopfstück fest verbunden ist, wird letzteres in

seiner hinteren Partie seitlich abgelenkt und erhält so eine andere Richtung (Fig. V *b*). Mit dem Einsetzen der zweiten Verdünnungswelle vollzieht sich die Fortbewegung des Kopfstückes in dieser neuen Richtung, es wird indessen wieder von seiner Bahn durch das Schwanzstück abgelenkt, schlägt die neue Richtung ein etc. Eine gleiche Einwirkung übt das Kopfstück auf das Schwanzstück aus, das letztere erfährt bei dem Anlangen der Verdickungswelle des Kopfstückes an die Vereinigungsstelle durch den Längszug ebenfalls eine seitliche Ablenkung, und war in seinen vorderen Partien (Fig. V *c*). Da die wechselseitig erfolgenden seitlichen Ablenkungen der Theilstücke stets in demselben Sinne erfolgen, zugleich die Theilstücke sich aber auch vorwärts bewegen, so muss nothwendiger Weise eine Kreisbewegung des ganzen Thieres resultiren. Eine einigermaßen geradlinige Bewegung des Thieres ist nur dann möglich, wenn die Theilstücke, besonders das Kopfstück, durch entsprechende

Biegung des Körpers die fortwährenden passiven Richtungsänderungen zu kompensiren versuchen; stets markirt sich aber dann die Vereinigungsstelle als starke Ansbiegung des Körpers.

Am 1. August ergibt sich derselbe physiologische Befund. Bezüglich des Verhaltens der Segmentgrenzen beider Theilstücke an der Vereinigungsstelle ist zu konstatiren, dass fast ein vollständiger Übergang der von der Verwundung betroffenen gegenseitigen Metameren stattgefunden hat, und zwar derart, dass um den Scheitelpunkt der Konvexität eine Anzahl derselben sich konzentrisch anordnen (Fig. VI).

Segmentanomalien kommen auch hier natürlich häufig vor. Diese Konfiguration der Segmentirung der Vereinigungsstelle ist für die Winkelbildungen überhaupt charakteristisch. Ferner ist bemerkenswerth, dass an der Konkavität des Winkels die Vereinigung der Wundränder für gewöhnlich nicht vollkommen ist, es schiebt sich vielmehr hier eine schmale Zone von freiliegendem Narbengewebe ein.

Am 26. Juli brachte ich das Thier in Erde, in welche es sich sofort eingrub.

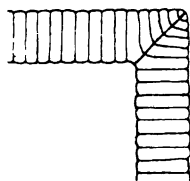
Am 10. November wurde das Thier noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gefunden. Bewegungsversuche auf feuchtem Fließpapier ergaben, dass eine rechtwinkelige Vereinigung nicht mehr bestand. Der Winkel ist vielmehr stumpfer geworden. Beim Kriechen sowohl als auch in der Ruhe zeigte der Gesamtkörper nur noch eine verhältnismäßig geringe Knickung; in Folge dessen war auch die Kreisbewegung des Thieres nicht mehr so deutlich ausgeprägt. Das Thier bewegte sich, allerdings immer noch mit einer seitlichen Abweichung, in einer wenig gekrümmten Linie, wobei der Körper an der Vereinigungsstelle nur noch wenig geknickt erschien. Das Verhalten der Segmentirung war noch dasselbe, wie es oben beschrieben wurde, nur schien mir die Zone des an der Konkavität freiliegenden Narbengewebes sich verbreitert zu haben. Letzteres zeigte auch bereits die Andeutung einer Segmentirung.

Am 25. November ergab sich derselbe Befund.

Am 5. December 1896 fand ich das Thier abgestorben vor. — Alter der Vereinigung also 5 Monate 14 Tage.

Ich möchte auf den Befund vom 10. November etwas näher

Fig. VI.



Vereinigung zweier Theilstücke mit entgegengerichtet schiefen Wundflächen (Winkelbildung). Verhalten der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle.

eingehen. Wir haben konstatiert, dass nach Ablauf von 5 Monaten die Winkelstellung der Theilstücke, die anfangs sowohl in der Ruhe, wie auch in der Bewegung, deutlich sich markierte, abgenommen hatte. Die abnorme Stellung hat sich allmählich von selbst etwas reguliert. Zweifelsohne würde bei längerer Beobachtungszeit allmählich ein noch größerer Ausgleich der abnormen Stellung zu konstatieren gewesen sein. Diese Regulierung der abnormen Körperform durch Geradstreckung ist auf die Wirkung der »funktionellen Anpassung« (ROUX 88) zurückzuführen. Der Hauptfaktor, der dabei in Betracht kommt, ist wohl die Bewegung des winkelförmig geknickten Thieres in der festen Erde (in welcher dasselbe seit $3\frac{1}{2}$ Monaten lebte). In den Gängen, welche sich der Wurm in die Erde bohrt, ist die Beibehaltung der rechtwinkligen Form unmöglich, der Körper wird gezwungen, sich mehr zu strecken und wird in dieser gestreckten Stellung durch die starren Wände des Ganges andauernd gehalten. Die Muskelaktion (und in der Folge auch ihre Anordnung) ändert sich entsprechend dieser Geradstreckung in bestimmter Weise; und eben diese Thatsache ist es, die man als »funktionelle Anpassung« (ROUX) bezeichnet. Ob bei der Streckung des Körpers auch noch innere richtende Kräfte, z. B. die Wirkung des Blutstromes, des Nervensystems oder endlich eine »gewisse regulatorische Fähigkeit des Organismus« (BARFURTH [4]) mitwirken, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Bei Winkelbildung der Sagittalebene sind zwei Modifikationen denkbar: entweder liegt die Konkavität des Winkels dorsal oder ventral. Die Vereinigung gelingt auch hier in vielen Fällen. Das allgemeine physiologische Verhalten der Versuchsthiere entspricht fast gänzlich demjenigen der Winkelbildungen der Frontalebene. Nur für die Bewegung ist zu bemerken, dass die Stellung des Gesamtkörpers zur Unterlage hier eine viel ungünstigere ist; eine Lokomotion auf ebener Unterlage mit Beibehaltung der durch die Vereinigung bedingten Lage ist bei der ~~Biegsamkeit~~ des Wurmkörpers überhaupt nicht möglich; der Körper beider Theilstücke dreht sich an der Vereinigungsstelle und deren Nähe so, dass auf eine kurze Strecke die seitliche Partie des Körpers mit der Unterlage in Berührung kommt, während der übrige Körper in normaler Weise auf seiner Ventralseite kriecht. Die Bewegung vollzieht sich so in ähnlicher Weise, wie bei einer Winkelung der Frontalebene.

Von den hierher gehörigen Versuchen möchte ich nennen:

Versuch Nr. 220. — 2 Thiere. — *Lumbricus rubellus*. —

Operirt am 26. August 1896. — Autoplastik. — Die Konkavität des Winkels liegt dorsal. — Am 15. Mai 1897 sind beide Thiere noch lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 8 Monate 19 Tage. — Die Winkelung des Körpers tritt besonders bei der Bewegung noch fast eben so stark hervor wie anfangs. Die Wirkung der »funktionellen Anpassung« hat sich hier also noch nicht geltend gemacht; zu bemerken ist allerdings, dass diese Thiere bislang stets in feuchtem Fließpapier und nicht in Erde gehalten wurden.

Versuch Nr. 249. — 2 Thiere. — *Lumbricus rubellus*. — Operirt am 2. Oktober 1896. — Die Konkavität des Winkels liegt ventral. — Am 15. Mai werden die Thiere, welche am 9. Februar in Erde eingesetzt worden waren, nicht mehr gefunden, nachdem sie am 16. April noch gelebt hatten. Alter der Thiere somit 6 Monate 14 Tage. Im Übrigen gilt auch hier das für Versuch Nr. 220 Angeführte.

Versuch Nr. 250. — 4 Thiere. — *Lumbricus rubellus*. — Operirt am 2. Oktober 1896. — Die Konkavität des Winkels liegt dorsal. — Am 9. Februar 1897 wurden die Thiere in Erde eingesetzt. Am 15. Mai 1897 wurde nur noch 1 Exemplar lebend gefunden. (Die übrigen 3 Thiere hatten am 16. April noch gelebt, Alter also 6 Monate 14 Tage.) Dasselbe zeigt einen stumpfen Winkel bei der Bewegung. Alter also 7 Monate 13 Tage.

Anhangsweise mag hier noch bemerkt werden, dass Winkelbildung auch als eine Folgeerscheinung von dorsalen oder seitlichen Verwundungen mit Substanzverlust auftreten kann, besonders dann, wenn die Retraktion der Wundränder eine sehr starke war. Solche Fälle finden sich auch in der freien Natur. (Vgl. Fig. 1.)

h. Vereinigung dreier Theilstücke (Fig. 9).

Die Darstellung eines neuen Individuums aus drei Theilstücken kann auf eine doppelte Art und Weise bewerkstelligt werden:

1) indem man mittels einmaliger Operation die drei Theilstücke zur Vereinigung bringt, oder

2) indem man einem aus zwei Theilstücken zusammengesetzten Individuum nach erfolgter Verwachsung noch ein drittes Stück anfügt. — Beide Methoden liefern gute Resultate, nur gestaltet sich die erstere bedeutend schwieriger, weil einerseits in sehr vielen Fällen das Mittelstück abstirbt, besonders, wenn es zu klein gewählt worden war; andererseits kommt es häufig zu einer Trennung der hinteren Vereinigung durch Autotomie im aboralen Theil des Mittelstückes.

Trotz dieser Übelstände verfüge ich doch über einige gute Vereinigungen nach dieser Methode. Betrachten wir z. B. ein Thier des Versuches Nr. 118 (Fig. 9).

Am 26. Februar 1896 wurden drei verschiedenen Individuen der Species *Allolobophora terrestris* angehörige Theilstücke in normaler Stellung zu einem neuen Thier vereinigt. Der Darm sämtlicher Theilstücke war vor der Operation durch einen mehrtägigen Aufenthalt in feuchter Leinwand entleert worden.

16. März. Sämtliche Nähte beider Operationsstellen sind abgestoßen; die vordere Vereinigung erscheint tadellos, die hintere kennzeichnet sich durch eine tiefe Furche. Das Auftreten von Nahrungsbällen im Mittel- und Schwanzstück, sowie abgesetzter mit blutigem Schleim überzogener Fließpapierkoth lassen mit Sicherheit den Schluss zu, dass eine funktionsfähige Darmverbindung aller drei Theilstücke bestehen muss. — Die Lokomotion ist etwas erschwert. Das kräftig vorwärts strebende Kopfstück vermag zwar das Mittelstück zu einer Bewegung anzuregen, die Kontraktionswellen des letzteren erreichen indessen für gewöhnlich nicht einmal sein aborales Ende, geschweige denn das Schwanzstück; trotzdem zeigt das letztere nicht selten schwache Kontraktionen im Sinne der Bewegungsrichtung des Vorder- und Mittelstückes. Einen eigenthümlichen Anblick gewährt es, wenn auf besondere Reize jedes Theilstück autonome Bewegungen ausführt, wie es häufig vorkommt.

23. April. Die Einschnürung an der hinteren Vereinigungsstelle ist verschwunden. Die Rückengefäße aller drei Theilstücke communiciren; die Blutwelle passirt ununterbrochen beide Vereinigungsstellen. Reizungsversuche ergeben, dass Kopf- und Mittelstück eine Verbindung der Ganglienketten besitzen, nicht indessen so Mittel- und Schwanzstück. Das Thier wird in Erde eingesetzt.

3. Juni. Bei schwacher Reizung des Kopfstückes bemerkt man eine deutliche Zuckung der äußersten Schwanzspitze im Moment der Reizapplikation, während die gesammte mittlere Körperpartie in vollkommener Ruhe verharret. Der Reiz durchläuft also das Mittelstück, ohne eine Muskelaktion auszulösen, ein sicherer Beweis für die Einheitlichkeit des Nervensystems der drei vereinigten Theilstücke. Die Lokomotion unterscheidet sich in nichts von der eines normalen Regenwurmes.

Am 15. Mai 1897 (also nach 14 Monaten 19 Tagen) erscheint das Thier vollkommen lebensfrisch und gut verwachsen, so dass die Vereinigungsstellen hauptsächlich nur durch die Farbendifferenz der

Theilstücke markirt werden (Fig. 9). Die letztere ist allerdings ziemlich in die Augen fallend: auf das nach hinten zu heller werdende Kopfstück folgt das stark pigmentirte Mittelstück, und auf dieses ein wieder helleres Schwanzstück. Neben dieser eigenthümlichen Abstufung der Farben zeichnet sich das ganze Thier aus durch seine bedeutende Länge, so dass dieser Wurm einen höchst eigenthümlichen Anblick gewährt. Hervorheben möchte ich noch, dass die beschriebenen Färbungs-differenzen genau ebenso zur Zeit der Vereinigung bestanden, dass also im Verlauf von fast 15 Monaten, trotz bester Verwachsung, sich nicht das Geringste an den Eigenthümlichkeiten der einzelnen Theilstücke geändert hat.

Die dauernde Vereinigung dreier Theilstücke nach der oben angegebenen zweiten Methode ist wesentlich leichter, obgleich auch hier häufig eine Trennung der hinteren Vereinigung durch Autotomie des Mittelstückes vorkommt. Die zweite Operation erfolgte gewöhnlich 4 Wochen nach der ersten, also zu einer Zeit, wo eine vollkommene Verwachsung der ersten Operationsstelle als bestehend angenommen werden konnte. Diese Transplantationen unterscheiden sich also in nichts von den gewöhnlichen Vereinigungen zweier Theilstücke. Das Endresultat ist natürlich genau dasselbe, wie es im Vorstehenden für die nach der ersten Methode dargestellten Transplantationen beschrieben wurde.

Wie wir gesehen haben, kann also auch durch die Vereinigung dreier Theilstücke ein neues Individuum dargestellt werden. Diese Vereinigung ist eine dauernde, und es behalten auch hier die einzelnen Theilstücke trotz innigster Verwachsung ihre individuellen Eigenthümlichkeiten vollständig bei.

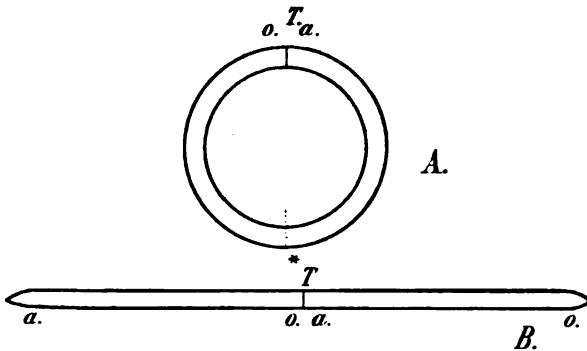
Die Vereinigung von mehr als drei Theilstücken wurde nicht versucht; zweifellos würde auch diesen Versuchen ein Erfolg gewiss sein, wenn sie in genügender Zahl vorgenommen würden.

i. Darstellung eines Ringes aus einem Stück.

Bei allen vorhergehenden Versuchen handelte es sich stets um die Vereinigung von mindestens zwei Theilstücken; es lässt sich indessen zeigen, dass auch mit einem Stück von genügender Länge eine Transplantation ausgeführt werden kann, und zwar in der Weise, dass man sowohl am oralen, wie am aboralen Ende des Körpers eine Wundfläche anlegt und beide mit einander verbindet. Wir erhalten so ein ringförmig gestaltetes Individuum ohne Mund und ohne After, kurzum ohne ein freies Körperende (siehe Fig. VII A).

Die Schwierigkeiten, eine solche Vereinigung zu erzielen, sind sehr groß; in den meisten Fällen kommt es bereits während der Operation zu einer Ablösung von Segmenten am aboralen Ende (Autotomie). Ist die Operation scheinbar gut gelungen, so findet man doch am nächsten Tage die Vereinigung fast stets in Folge von Autotomie getrennt. Nach vielen vergeblichen Bemühungen gelang es mir endlich bei einem Thier des Versuches Nr. 89 eine dauernde Verbindung zu erzielen. — Bei einer mittelgroßen *Allolobophora terrestris*, deren Darm natürlich vorher entleert worden war, wurden am 9. Januar 1896 am oralen Ende fünf Segmente, am aboralen Ende dagegen deren 53

Fig. VII.



Schema zur Darstellung eines Ringes aus einem Stück. *A* der Ring. *T* Vereinigungsstelle. *o* oraler Pol. *a* aboraler Pol. * Stelle, an welcher der Ring durchschnitten wurde, um das Thier *B* zu erhalten, *T* Vereinigungsstelle. *oo* orale, *aa* aborale Pole.

entfernt und die Wundflächen durch vier gewöhnliche Seidenligaturen vereinigt. Zu einer Autotomie kam es ausnahmsweise in diesem Falle nicht, und die Verwachsung erfolgte in der gewöhnlichen Art und Weise.

Was das physiologische Verhalten des Thieres anbelangt, so lag es meist regungslos in seinem Behältnis. Wurde es durch Reize getroffen, so traten heftige Bewegungen der verschiedensten Art auf: Zuckungen, Rollbewegungen, Versuche zu einer Progressivbewegung etc. Diese abnormen Bewegungsformen sind als ein Ausfluss der außerordentlich ungünstigen und abnormen, durch die Transplantation bedingten Gestaltung des Körpers anzusehen und hatten wohl keinen anderen Zweck, als den Körper aus diesen abnormen Verhältnissen zu befreien. Da dieses Bestreben natürlich bei allen Versuchsthieren dieser Reihe in der beschriebenen Weise zum Ausdruck kam, so ließ sich die fast regelmäßig auftretende Autotomie stets

darauf zurückführen. — Hatte das Thier sich etwas beruhigt, so begann es den Versuch zu einer normalen Lokomotion zu machen. Am oralen Ende setzten die Kontraktionswellen ein, die nach hinten zu den Körper entlang liefen, selten aber das aborale Ende erreichten. Das letztere wurde einerseits in Folge der durch die Verdünnungswelle bewirkten Streckung der ersten oralen Segmente um eine dieser Streckung entsprechende Strecke vorwärts geschoben, andererseits durch den Zug, den die Verdickungswelle auf alle hinteren Segmente des Körpers ausübt, gezogen und, da orales und aborales Ende fest mit einander verbunden waren, so ergab sich keine Vorwärtsbewegung, sondern eine der Form des Körpers entsprechende Kreisbewegung. Die Frage nach dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Nervenverbindung konnte durch Reizungsversuche nicht entschieden werden, da wir es hier ja mit nur einem Theilstück zu thun hatten.

Am 30. Januar 1896 wurde der Ring durch einen der Operationsstelle diametral gegenüberliegenden Schnitt getrennt (Figur VII B) und so in eine lang ausgestreckte Form zurückverwandelt. Die Beobachtung des in verhältnismäßig normaler Weise sich fortbewegenden Thieres, sowie Reizungsversuche ergaben, dass eine funktionsfähige Verbindung der Ganglienketten bestand.

Bereits am 4. Februar hatte sich eine neue Afteröffnung am nunmehrigen freien aboralen Ende gebildet, und am 24. Februar konnte ich das erste Auftreten eines viele Segmente umfassenden Schwanzregenerates konstatiren. Die Neubildung eines Mundes resp. eine Kopfregeneration konnte ich bis zum Ende der Beobachtungszeit nicht wahrnehmen.

Am 3. April erschien das Thier etwas matt, es wurde in Folge dessen konservirt. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 25 Tage.

2. Vereinigungen gleichnamiger Theilstücke.

Nachdem BORN (11, 12, 12a) und WETZEL (99), sowie auch LOEB (71) für gewisse Formen den Nachweis erbracht haben, dass das Gesetz der Polarität im Thierreich keine Gültigkeit besitzt, war es mir darum zu thun, diese wichtige Frage auch in Bezug auf die gegliederten Würmer zur Entscheidung zu bringen. Die Ergebnisse meiner Versuchsreihen werden zeigen, dass es mir, trotz der fast unüberwindlich erscheinenden Schwierigkeiten bei einem Theil der Versuche, gelungen ist die Frage in befriedigender Weise zu beantworten.

a. Vereinigung zweier oraler Pole (Transplantation zweier Schwanzstücke). (Fig. 10.)

Von den Vereinigungen gleichnamiger Theilstücke möchte ich diese Versuche in den Vordergrund stellen, weil ich durch sie die besten und schönsten Resultate erhielt. Im Ganzen entfallen auf diese Reihe 82 Versuche, von welchen 23 als gelungen zu bezeichnen sind.

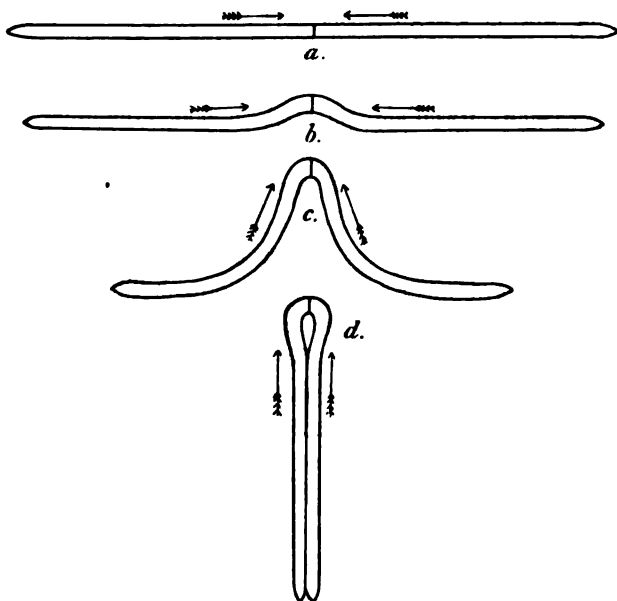
Die Technik ist dieselbe, wie bei den ungleichnamigen Vereinigungen. Durch die Auswahl verschieden langer Theilstücke ließen sich die Versuche in mannigfacher Weise variiren. Verlegte ich z. B. die Schnittstelle beider Theilstücke in die Mitte des Körpers, so ergab sich nach der Transplantation ein vollkommen geschlechtsloses Individuum. Entfernte ich an beiden Theilstücken nur die ersten acht oder weniger Segmente, so erhielt ich ein Thier mit doppeltem Genitalapparat. Durch entsprechende Auswahl der Theilstücke ließen sich auch Thiere mit einem Genitalapparat etc. darstellen. Meist genügten drei bis vier Seidenligaturen, um die Wundflächen in Kontakt zu halten; die gegen einander gerichtete Bewegung der Theilstücke diente dabei als unterstützendes Moment.

Diese Bewegung vollzieht sich in charakteristischer Weise folgendermaßen (siehe Figur VIII): Lagert man das Thier so, dass die Längsachsen der beiden Theilstücke eine gerade Linie bilden (Figur VIII a), so beginnt nach einer Weile jedes Theilstück sich selbständig in oraler Richtung nach vorn zu schieben; zu einer wirklichen Vorwärtsbewegung in der Richtung der Längsachse kann es indessen nicht kommen, da die Theilstücke sofort auf einander stoßen und so sich gegenseitig aufhalten.

Bei diesem Bewegungsversuch kann man eine höchst interessante Beobachtung bezüglich der Kontraktionswellen des Hautmuskelschlauches machen, die für die Auffassung der Lokomotion des Regenwurmes von großer Bedeutung ist. FRIEDLAENDER (43) kam auf dem Wege theoretischer Erwägungen zu dem Schluss, dass beim Kriechen des normalen Regenwurmes jede aktive Verdünnung in den folgenden Segmenten eine »passive Verdickung oder doch wenigstens die Tendenz zu einer solchen« hervorruft. FRIEDLAENDER gelang es indessen nicht, das Vorhandensein einer solchen passiven Verdickung nachzuweisen, und er musste sich daher begnügen, von einer »Tendenz zu einer solchen« zu sprechen. — Die Beobachtung des Bewegungsvorganges bei vereinigten Schwanzstücken lehrt nun, dass hier eine passive Verdickung außerordentlich

deutlich in die Erscheinung tritt: Die an beiden oralen Enden der Theilstücke zugleich einsetzenden Verdünnungswellen sind, wie beim normalen Regenwurm, bestrebt, die ersten Segmente nach vorwärts zu schieben; während dies beim normalen Regenwurm stets geschehen kann, ist bei unserer Vereinigung ein solches Ausweichen der ersten Segmente nach vorwärts unmöglich; die Stellung der Borsten verhindert aber auch ein Ausweichen des übrigen Körpers nach hinten, es muss somit nothwendigerweise die kräftige Kontraktion der Ring-

Fig. VIII.



Schematische Darstellung des Bewegungsmodus bei der Vereinigung von Schwanzstücken. Die Pfeile deuten die jeweilige Bewegungsrichtung der Theilstücke an. *a* die Theilstücke in Ruhestellung. *b* Beginn der Bewegung der Theilstücke gegen einander, kleine Ausbiegung der Vereinigungsstelle. *c* Vergrößerung der Ausbiegung. Der größte Theil der Theilstücke hat die der Ausbiegung entsprechende Bewegungsrichtung angenommen. *d* Die Theilstücke bewegen sich an einander gelagert in einer Richtung, welche senkrecht auf der ursprünglich eingeschlagenen steht.

muskeln der ersten Segmente (aktive Verdünnung) die nächstfolgenden Segmente zusammendrücken (»passive Verdickung«). Thatsächlich ist diese »passive Verdickung« an beiden Theilstücken deutlich zu sehen, und somit ist ihre Existenz bewiesen. Auf die Bedeutung der passiven Verdickung für die Auffassung der Lokomotion des Regenwurmes ist oben (pag. 443 Anm.) bereits in eingehender Weise hingewiesen worden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung nunmehr zu der Bewegung der vereinigten Schwanzstücke zurück. — Trotzdem eine

Vorwärtsbewegung in der gemeinsamen Längsachse, wie wir gesehen haben, schon beim Beginn der Kontraktionswellen unmöglich erscheint, so dauert die Aktion der Theilstücke doch fort. Das Gegeneinanderdrängen wird stärker, und es muss endlich bei der leichten Biegsamkeit des Wurmkörpers zu einer Ausbiegung der Vereinigungsstelle nach der einen oder anderen Seite hin kommen (Figur VIII *b*).

In Folge der fortschreitenden Bewegung der Theilstücke vergrößert sich die Ausbiegung des Körpers immer mehr. Mit dieser Vergrößerung der Ausbiegung werden immer größere Partien des Körpers in ihren Bereich gezogen und damit die Bewegungsrichtungen der Theilstücke entsprechend verändert (Fig. VIII *c*). Schließlich bewegen sich dieselben parallel neben einander liegend in einer Richtung, die senkrecht auf der ursprünglich geradlinigen gemeinschaftlichen Längsachse und der ursprünglich intendirten Bewegungsrichtung steht (Fig. VIII *d*). Die Vereinigungsstelle bildet bei dieser Bewegung, falls die Aktion der Theilstücke eine gleichmäßige war, den vorderen Körperpol des ganzen Thieres. Manchmal erfolgt nicht eine seitliche Ausbiegung der Vereinigungsstelle, sondern eine Ausbiegung nach oben, ein Zustand, der natürlich nicht bestehen bleiben kann. Auch hier entsteht durch das Umkippen der Erhebung eine seitliche Ausbiegung. Bemerkenswerth ist noch, dass bei dem Vorwärtsschieben der Vereinigungsstelle (also bei der einsetzenden Verdünnungswelle) die ventrale Seite derselben den vordersten Punkt der Ausbiegung bildet, während mit dem Beginn der Verdickung die Ventralseite wieder fest der Unterlage angedrückt wird. Die Kontraktionswellen erreichen sehr selten das aborale Ende der Theilstücke, sie erlöschen vielmehr fast stets in der Mitte derselben.

Die beschriebene Art und Weise der Bewegung tritt nur dann in die Erscheinung, wenn beide Theilstücke sich in gleichem Maße betheiligen. Bleibt dagegen das eine Stück in Ruhe, während das andere vorwärts zu kriechen versucht, so resultirt aus dem ganzen Bewegungsversuch eine spiralige Aufrollung des ganzen Thieres, da ja stets die Richtung der Längsachse der vorderen Segmente bestimmend ist für die Richtung der weiteren Fortbewegung überhaupt.

Macht das eine Theilstück, wie es häufig geschieht, auf gewisse Reize hin Fluchtbewegungen nach rückwärts, so schließt sich das andere Theilstück dieser Bewegung, in seinem Sinne nach vorwärts, an. In diesem Falle ist die Bewegung beider Theilstücke eine

vollkommen koordinirte. Reizungsversuche ergeben eine Zuckung nur des gereizten Stückes.

Über den weiteren Verlauf der Vereinigung ist wenig zu sagen. Innerhalb der ersten 2—3 Tage entleert sich der Darm gänzlich und verbleibt auch für die Folgezeit in diesem Zustand. Das Abstoßen der Nähte geschieht äußerst schwierig, in vielen Fällen fallen sie überhaupt nicht von selbst ab, sondern müssen nach mehreren Monaten mittels Pincette und Schere künstlich entfernt werden. Der Grund für dieses lange Liegenbleiben der Nähte ist wohl zu suchen in der bedeutend größeren Widerstandsfähigkeit des Hautmuskelschlauches in den vorderen Partien des Körpers. Was die Verbindung der Dorsalgefäße und der Nervenketten anbelangt, so giebt die äußere Besichtigung resp. der physiologische Versuch meist ein negatives Resultat. Es sei hier bemerkt, dass eine histologisch nachweisbare Verbindung der Ganglienketten eintreten kann, indessen scheint sich diese Verbindung in den meisten Fällen nicht auf die die »Zuckbewegung« vermittelnden LEYDIG'schen Fasern zu erstrecken.

Eine Ausnahme von dieser Regel machte ein einziger Fall, und zwar ein Thier des Versuchs Nr. 92. Hier trat bei Reizung der äußersten Schwanzspitze des einen Theilstückes eine deutliche Zuckung der Schwanzspitze des anderen ein, während der ganze mittlere Körperabschnitt in Ruhe verharrte, ein Beweis dafür, dass bei diesem Individuum eine funktionsfähige Verbindung der Nervenketten und speciell der LEYDIG'schen Fasern bestand. Die Lokomotion dieses Thieres unterschied sich in nichts von der für vereinigte Schwanzstücke im Allgemeinen beschriebenen Art und Weise.

An dem beschriebenen Bewegungsvorgang änderte sich weiterhin nichts. Selbst die ältesten Individuen dieser Versuchsreihe, welche ich besitze, zeigten genau dasselbe Verhalten bei der Lokomotion, wie die kaum erst vereinigten Thiere.

Die Verbindung der transplantierten Schwanzstücke ist eine dauernde. Man könnte leicht auf den Gedanken kommen, dass es sich bei der Verbindung der Theilstücke nur um eine provisorische Verlöthung handle, dass indessen später bei dem Mangel der wichtigsten Körperabschnitte, der Köpfe, das regeneratorsche Bestreben diesen Theil zu ersetzen sich in dem Maße geltend machen würde, dass die Vereinigung, so wie sie durch die Transplantation geschaffen wurde, dauernd nicht zu bestehen vermöchte. Dieser Ansicht huldigte ich auch selbst, als ich die ersten Versuche dieser Reihe unternahm. Es zeigte sich indessen, dass diese vorgefasste

Meinung eine durchaus falsche war. Das Regenerationsbestreben bethätigt sich zwar in vielen Fällen; trotzdem bleibt aber die ursprüngliche Vereinigung dauernd bestehen. Auch solche Thiere, bei welchen es zu keiner Regeneration kommt, die also seit der Operation vollkommen eines Kopfes entbehren, lassen sich, Dank der enormen Lebensenergie der Regenwürmer, eine verhältnismäßig lange Zeit bei tadelloser Vereinigung am Leben erhalten. Ich möchte hier einiger der wichtigsten Versuche besonders Erwähnung thun:

Versuch Nr. 30. — 1 Thier — *Lumbricus rubellus*. — Operirt am 5. September 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Beide Theilstücke umfassen je die beiden hinteren Körperdrittel. — Am 29. November 1895 zeigte sich ein Theilstück sehr matt; das Thier wurde in Folge dessen konservirt. Die Vereinigung ist vollkommen. Regeneration an der Vereinigungsstelle ist nicht eingetreten. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 24 Tage.

Versuch Nr. 65. — 1 Thier — *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 30. November 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Beide Theilstücke umfassen je die beiden hinteren Körperdrittel. — Am 5. December 1896 wurde das Thier todt aufgefunden, nachdem es am 5. November 1896 noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war. — Regeneration an der Vereinigungsstelle ist nicht eingetreten. — Alter der Vereinigung also mindestens 11 Monate 6 Tage.

Versuch Nr. 66. — 1 Thier — *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 2. December 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Ein Theilstück umfasst die zwei hinteren Körperdrittel, das andere entbehrt nur der acht ersten Segmente. — Am 12. Februar 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung konservirt. — Regeneration an der Vereinigungsstelle ist nicht eingetreten. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 10 Tage.

Versuch Nr. 67. — 2 Thiere — *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 2. December 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Beiden Theilstücken waren die acht ersten Segmente entfernt worden. — Beide Thiere zeigen Kopfregerate an der Vereinigungsstelle. Das eine wurde am 26. September 1896 in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung konservirt (Alter der Vereinigung also 9 Monate 24 Tage); das andere wurde am 3. Juli 1896 todt aufgefunden, nachdem es am 20. Juni noch lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war (Alter der Vereinigung also 6 Monate 18 Tage).

Versuch Nr. 92. — 1 Thier — *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 15. Januar 1896. — Beiden Theilstücken waren die acht ersten Segmente entfernt worden. — Vereinigung in normaler Stellung. — Das Thier zeigte ein Kopfregenerat. — Am 19. Juli 1896 wurde das Thier todt aufgefunden, nachdem es am 3. Juli noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war. — Alter der Vereinigung also 5 Monate 18 Tage.

Versuch Nr. 163. — 1 Thier — *Allolobophora terrestris*. — Operirt am 2. Juni 1896. — An beiden Theilstücken wurden die sechs ersten Segmente entfernt. — Vereinigung in normaler Stellung. — Am 10. Juli wurde aus dem gut vereinigten Thier ein Ring dargestellt (cf. pag. 508). — Am 25. April 1897 findet sich das Thier noch vollkommen frisch und gut vereinigt. Am 1. Mai 1897 war das Thier gestorben. Alter der oralen Vereinigung also 10 Monate 28 Tage.

Versuch Nr. 174 (Fig. 10). — 1 Thier — Heteroplastische Vereinigung von *Allolobophora terrestris* und *Allolobophora cyanea*. — Operirt am 17. Juni 1896. — Beiden Theilstücken waren die ersten acht Segmente entfernt worden. — Vereinigung in normaler Stellung. — Am 19. August 1896 wurde das Thier bei guter Vereinigung konservirt. — Die Artcharaktere der Theilstücke haben nicht die geringste Änderung erlitten. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 2 Tage.

Was die geschlechtlichen Funktionen der Thiere mit doppeltem Genitalapparat anbelangt, so bin ich nicht in der Lage, hierüber weiteren Aufschluss geben zu können, da es sich meist um Theilstücke handelte, die das Stadium der Geschlechtsreife bei der Operation noch nicht erreicht hatten und auch nach Ablauf der Beobachtungszeit noch nicht geschlechtsreif waren. Nach meinen an anderen Versuchen gemachten Erfahrungen würde indessen jeder Geschlechtsapparat selbständig funktionirt haben, wie ja überhaupt auch für die Versuche dieser Reihe die in den vorigen Abschnitten betonte Selbständigkeit der Komponenten jeder Verbindung (abgesehen von der Funktion der longitudinalen Organe) in vollem Umfang gilt. Wurde die Operationsstelle eines Theilstückes zwischen Geschlechtsorgane und Clitellum verlegt, so erfolgte regelmäßig eine allmähliche Rückbildung des letzteren, eine weitere Bestätigung der Abhängigkeit des Clitellums von den Genitalorganen.

Ich möchte nunmehr auf zwei Punkte von Wichtigkeit zu sprechen kommen; der erste betrifft die Neubildung von Segmenten

an der Vereinigungsstelle, der andere die Regeneration von Köpfen ebendasselbst.

Die Neubildung von Segmenten an der Vereinigungsstelle wurde niemals beobachtet bei normalen Vereinigungen und selten bei Vereinigungen unter einem Drehungswinkel von 90° oder 180° (beides in Bezug auf ungleichnamige Theilstücke). Häufig kommt indessen die Neubildung von Segmenten vor bei der Vereinigung gleichnamiger Theilstücke, speciell bei der Verbindung von Schwanzstücken.

Die Segmentneubildung kann natürlich nur bei solchen Transplantationen erfolgen, bei welchen an der Vereinigungsstelle neugebildetes, unsegmentirtes Narbengewebe (Regenerationsgewebe) frei liegt; denn zwischen alten Segmenten können keine neuen entstehen.

Wie entsteht nun solch unsegmentirtes, freiliegendes Narbengewebe?

Das freiliegende Narbengewebe ist aufzufassen als ein Regenerationsgewebe. In allen Fällen der Transplantation von lebensfähigen Theilstücken wird von den beiden Wundflächen aus eine Proliferation der Gewebe stattfinden mit dem Bestreben, die verloren gegangenen Theile zu regeneriren. Da die Wundflächen durch die Nähte auf einander gepresst werden, so stoßen die wuchernden Gewebe bald auf einander und sind gezwungen mit einander zu verschmelzen. Bei normaler Vereinigung ungleichnamiger Theilstücke verwachsen nun, noch bevor die Regenerationsgewebe sich weiter differenziren konnten, die einzelnen longitudinalen Organe und damit fällt hier das weitere Regenerationsbestreben fort.

Anders dagegen, wenn eine Verwachsung der wichtigen Organe nicht stattfinden konnte (bei Drehung) oder wenn durch eine eventuelle Verwachsung kein Ersatz des verlorenen Theiles geleistet wird (bei gleichnamigen Stücken). Hier werden die Regenerationsgewebe auch, sobald sie auf einander stoßen, verwachsen, zumal ja dieselben zum größten Theil aus noch indifferenten Leukocyten bestehen; indessen das Regenerationsbestreben bleibt hier in vollster Stärke thätig: Die Regenerationsgewebe wuchern gewissermaßen »innerlich« weiter und suchen sich in der Richtung der Längsachse des Körpers auszu dehnen, so weit dies die Nähte gestatten. Sind die letzteren locker geknotet, so kann ein solches Weiterwachsen der Regenerationsgewebe in besonders ausgiebigem Maße erfolgen. Die Polarität spielt bei diesen Vorgängen ziemlich sicher keine Rolle.

Es müssen also, wie aus dem Gesagten hervorgeht, die Theilstücke von dem mehr oder weniger umfangreichen, zunächst noch undifferenziertem Regenerationsgewebe (Narbengewebe) aus einander gedrängt werden.

Eine derartige unsegmentirte Partie am Körper der die Segmentirung in so ausgeprägtem Maße zur Schau tragenden gegliederten Würmer kann natürlich nicht als solche bestehen bleiben, und es treten denn auch bald sichtbare Segmentgrenzen auf; so bildeten sich bei einem Thier des Versuches Nr. 163 (normale Vereinigung von Schwanzstücken) an dem ziemlich reichlich entwickelten Narbengewebe zwischen den beiden Theilstücken ein normales Segment und zwei »compound metameren« (MORGAN [76]) aus (cf. Fig. 12 b). Ähnliches wurde bei zwei anderen normalen Vereinigungen von Schwanzstücken beobachtet (Versuch Nr. 285). Hier erfolgte in dem einen Fall die Neubildung von zwei, in dem anderen die Neubildung von drei ziemlich normalen Segmenten zwischen den vereinigten Theilstücken. Diese Fälle unterscheiden sich indessen dadurch von dem oben angeführten (Versuch Nr. 163), dass das Narbengewebe hier zugleich mit der Anlage von Segmentgrenzen ein Kopfregerat zu bilden begann. Mit dem Eintritt der Segmentirung bemerkt man zugleich, dass durch das »Narbengewebe« hindurch eine Kommunikation der Leibeshöhle beider Theilstücke entsteht. In wie weit die inneren Organe in diesem »Narbengewebe« bereits differenziert sind, wird die histologische Untersuchung ergeben. Die fast stets an den neugebildeten Metameren sich vorfindenden Segmentanomalien erklären sich aus der Art und Weise der Entstehung der gesamten Neubildung.

Die auf die beschriebene Art und Weise gebildeten Segmente sind nicht zu identificiren mit sogenannten »Halbsegmenten«, wie sie FIELDE (34) bei der Regeneration der Regenwürmer beobachtet haben will. Bereits von HESCHELER (53) und MORGAN (76) wurde darauf hingewiesen, dass es sich bei den von FIELDE beschriebenen Halbsegmenten, durch welche das Wachsthum bewirkt werden sollte, wahrscheinlich um vorher bereits dagewesene Segmentanomalien gehandelt habe, eine Auffassung, der ich mich vollständig anschließen muss.

Die neugebildeten Segmente des »Narbengewebes« der Vereinigungsstelle sind ein Produkt echter aber früh unterdrückter Regeneration, welche einen Ersatz der verloren gegangenen Theile bewirken wollte. Wir haben also hier eine Vergesellschaftung von Regeneration und Verwachsung zweier Regenerationsgewebe.

Die Regeneration von Köpfen an der Vereinigungsstelle zweier Schwanzstücke wurde im Ganzen bei sieben Versuchsthiern beobachtet. In sechs Fällen regenerirte sich nur ein Kopf, in einem Falle kam es indessen zur Neubildung von zwei Köpfen.

Betrachten wir zunächst die Regeneration eines Kopfes an einem Thier des Versuchs Nr. 67 (Fig. 13 *a* und *b*).

Am 2. December 1895 wurde die Transplantation vorgenommen. Zur Vereinigung gelangten zwei Theilstücke von *Allolobophora terrestris*, denen die acht ersten Segmente abgeschnitten worden waren. Am 6. Januar 1896 (also nach 35 Tagen) zeigte sich, nachdem die Nähte mit Schere und Pincette entfernt worden waren, eine minimale, kaum sichtbare Regenerationsknospe an der Ventralseite des reichlich entwickelten Narbengewebes (Fig. 13 *a*). Dieselbe wuchs rasch; am 20. Januar konnte ich bereits mit Hilfe der Lupe eigene deutliche Bewegung (Einziehen und Ausstrecken), sowie die Andeutung des Mundes und des Rückengefäßes wahrnehmen.

Am 12. März ergab eine genaue Beobachtung der inzwischen bedeutend gewachsenen Knospe, dass dieselbe fünf Segmente zählte, außerdem hatten sich an dem Narbengewebe, aus welchem das Regenerat hervorgewachsen zu sein schien, einige unregelmäßige Segmente differenzirt (Fig. 13 *b*). Die Lokomotion des Thieres erfolgt in eben derselben Art und Weise, wie sie im Allgemeinen für vereinigte Schwanzstücke beschrieben wurde; das Kopfregenerat bildet dabei den vorderen Körperpol des ganzen Thieres. Weder der Art der Bewegung, noch Reizungsversuchen war mit Bestimmtheit zu entnehmen, welchem Schwanzstück die Kopfknospe zugehörte.

Am 3. Juli 1896 wurde das Thier todt aufgefunden, nachdem es am 20. Juni noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war. — Alter der Vereinigung also 6 Monate 18 Tage. Nahrung wurde während dieser Zeit nicht aufgenommen.

Die Regeneration eines Kopfes wurde ferner beobachtet bei je einem Thier der Versuche Nr. 92 und 240, sowie bei zwei Thieren des Versuches Nr. 284. In allen diesen Fällen waren Theilstücke vereinigt worden, die der fünf bis acht ersten Segmente entbehrten; es entwickelte sich ein mehr oder weniger umfangreiches Narbengewebe an der Vereinigungsstelle, aus welchem in den beiden erstgenannten Fällen nach 20 resp. 35 Tagen, bei den beiden Thieren des Versuches Nr. 284 nach 47 Tagen eine Kopfknospe hervorwuchs. Das Narbengewebe selbst differenzirte sich in mehrere z. Th. unregelmäßige Segmente (cf. pag. 497).

Die Segmentanzahl der Kopfregerate betrug

bei Versuch	Nr.	92	4
»	»	Nr. 240	5
»	»	Nr. 284a	3
»	»	Nr. 284b	4

Alle diese Formen zeigen im Großen und Ganzen dasselbe Aussehen, wie wir es bei dem genauer beschriebenen Thier des Versuches Nr. 67 kennen gelernt haben (cf. Fig. 13a und b). Eine sekundäre Trennung der Theilstücke fand niemals statt.

Eine kurze Sonderbesprechung verdient ein Exemplar des Versuches Nr. 285 (Fig. 14).

Am 5. November 1896 versuchte ich die Vereinigung dreier Theilstücke mit ihren gleichnamigen Polen, indem ich das mittlere Körperdrittel eines Wurmes umgekehrt in die Continuität eines auf der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Körperdrittel durchschnittenen zweiten Wurmes einsetzte. Die vordere Vereinigung der aboralen Pole löste sich, wie fast immer, bereits am 2. Tage, so dass eine einfache tadellose Vereinigung von Schwanzstücken resultirte, und zwar solcher Schwanzstücke, die beide des ersten Körperdrittels ermangelten (das ehemalige Mittelstück hatte im Verlauf der ersten vier Wochen das verlorene hintere Körperdrittel fast vollständig regenerirt). Am 18. Februar 1897 (also nach 3 Monaten 13 Tagen) trat die erste Anlage eines Kopfregerates an der Vereinigungsstelle hervor. Dasselbe nahm verhältnismäßig rasch an Umfang zu. Die nähere Untersuchung ergab Folgendes (Fig. 14): das Regenerat tritt merkwürdiger Weise nicht an der Ventralseite hervor, wie es bei allen vorstehend angeführten Exemplaren der Fall war, sondern an der einen Seite; es liegt, um einen andern Ausdruck zu gebrauchen, nicht in der Sagittal-, sondern in der Frontalebene. Die Gestalt des Regenerates ist kurz und gedrungen, es erscheint nach dem einen Theilstück hin gekrümmt. Die Krümmung ist bedingt durch die höchst merkwürdige Segmentirung der Neubildung: die Konkavseite umfasst sechs Segmente, die Konvexseite genau die doppelte Anzahl. Außerdem erscheinen erstere breiter als letztere. Wir haben also hier eine Anzahl complicirter »compound metameres«, von denen das erste besonders interessant ist; denn hier gehören zu einem Halbsegment der einen Seite sieben resp. acht Halbsegmente der andern Seite. Weiterhin ist bezüglich der Segmentirung bemerkenswerth, dass zwei Segmente des einen Theilstückes direkt auf die Neubildung sich fortsetzen. Da die

letztere senkrecht auf der gemeinsamen Längsachse der Theilstücke steht, so müssen die betr. Segmente einen mehr oder weniger großen Bogen an der dorsal gelegenen Übergangsstelle bilden. Es kommt so besonders an dem einen Segment eine merkwürdige Spirale heraus, die an der Ventralseite des betr. Theilstückes beginnt, sich rechts herum auf dessen Dorsalseite zieht, hier im Bogen auf die Neubildung übergeht, um an deren Ventralseite zu enden.

Um festzustellen, welchem der beiden Theilstücke das Kopfregenerat zugehört, wurden Reizversuche angestellt. Ein ganz sicheres Ergebnis lieferten dieselben nicht. Es schien mir aber, als ob die Neubildung mit dem ursprünglichen Hinterstück (in der Fig. 14 links) in engerer Beziehung stände, als mit dem ursprünglichen Mittelstück. Auch die Richtung der Biegung des Regenerates spricht hierfür.

Am 8. April 1897 wurde das Thier konservirt. Alter also 5 Monate 3 Tage.

Dieser Fall scheint von sämtlichen bisher beschriebenen Fällen in so fern eine Ausnahme zu bilden, als hier das Regenerat nicht auf der Ventralseite, sondern auf der einen Seite der Vereinigungsstelle der Theilstücke senkrecht steht. Von Wichtigkeit ist aber für diesen Fall der Umstand, dass die Ventralseite des Regenerates eine direkte Fortsetzung der Ventralseite des in der Figur links gelegenen Theilstückes ist, und somit ist ein principieller Unterschied zwischen diesem Fall und den vorstehend beschriebenen Fällen nicht vorhanden. Jedenfalls ist das hier in Rede stehende Exemplar im Vergleich zu den letzteren ziemlich abnorm.

Die Neubildung zweier Köpfe an der Vereinigungsstelle beobachtete ich bei einem Thier des Versuches Nr. 67 (Fig. 15 a, b, c). Am 2. December 1895 wurden zwei Theilstücke von *Allolobophora terrestris*, bei welchen die acht ersten Segmente entfernt worden waren, in normaler Stellung vereinigt. Am 14. Januar 1896, also nach 43 Tagen, zeigte sich an der Ventralseite der Vereinigungsstelle die erste Anlage eines Kopfregenerates, neben welchem sich am 22. Januar eine zweite kleine Knospe bildete (Fig. 15 a). Beide Köpfe, denn als solche waren die Regenerate zweifellos aufzufassen, entwickelten sich schnell weiter, bis sie nach Verlauf von etwa drei Monaten die Größe und den Umfang eines normalen Kopfes erreicht hatten (Fig. 15 b, c). Beide Regenerate erschienen nunmehr gleich groß und unterschieden sich in ihrer Farbe kaum noch von den alten Schwanzstücken. Die Zahl der Segmente der Kopf-

regenerate ist 6 resp. 5. Das die transplantierten Theilstücke verbindende Narbengewebe ist unvollständig und unregelmäßig segmentirt. Die Köpfe liegen an der Ventralseite des Thieres in transversaler Richtung dicht neben einander.

Das Kriechen des ganzen Thieres geschieht im Allgemeinen in derselben Art und Weise, wie oben für die Vereinigungen von Schwanzstücken im Allgemeinen beschrieben, nur machen die beiden Köpfe ihren Einfluss auf die Fortbewegung in der Weise geltend, dass sie als Spitzen sich vorschieben, und dass das Gegeneinanderdrängen der Theilstücke nur noch wenig hervortritt. Man sieht deutlich, wie der Impuls zur Bewegung ausgeht von den beiden Köpfen, an deren Spitze auch die auf die Schwanzstücke sich fortsetzenden Kontraktionswellen beginnen. Wichtig ist die Stellung der Köpfe bei der Bewegung. Ist beim Beginn der Lokomotion die Ausbiegung der Vereinigungsstelle des geradlinig hingelegten Thieres erfolgt, so stellen sich die Köpfe so ein, dass der eine die Fortsetzung der nunmehrigen Längsachse des ersten Schwanzstückes, der andere die Fortsetzung derjenigen des zweiten Schwanzstückes bildet (Fig. 15 b, c). Die Köpfe nehmen so während der ganzen Bewegung eine gekreuzte Stellung ein.

Entsprechend den Kontraktionen des betr. Kopfes schiebt sich bald das eine, bald das andere Schwanzstück vor. Diese Art der Fortbewegung spricht schon entschieden dafür, dass jeder Kopf einem bestimmten Schwanzstück zugehört, dass sie also nicht, wie es beim ruhenden Thier wohl den Anschein hat, einem neutralen Gebiet entsprossen sind.

Reizungsversuche bestätigen diese Annahme vollkommen. Reizt man einen Kopf, so zuckt stets nur das bereits durch die Bewegung als zu ihm gehörig gekennzeichnete Schwanzstück, niemals aber beobachtet man eine Reaktion des anderen Kopfes resp. Schwanzstückes. Berührung des einen Schwanzstückes verursacht nur eine Zuckung des dazu gehörigen Kopfes, während das andere Schwanzstück vollkommen in Ruhe bleibt. Auf feuchte Erde gebracht, gräbt sich das Thier sofort mit beiden Köpfen voraus ein, was freilich bedeutend langsamer geht, als beim normalen Regenwurm. Nach Verlauf von 2 Stunden ist das Thier vollständig in der Erde verschwunden.

Den Zeitpunkt, von welchem ab die beiden Köpfe die Funktion der Ernährung des Körpers zu übernehmen im Stande waren, konnte ich genau bestimmen. Am 5. März 1896 (also 50 Tage nach dem



Auftreten der ersten Kopfanlage) zeigten sich. nämlich in dem bis dahin vollkommen leeren Darm beider Schwanzenden plötzlich Nahrungsballen, die anfangs nur klein und spärlich, weiterhin größer und zahlreicher wurden. Als ich später das Thier in Erde eingesetzt hatte, fand ich nach 3 Tagen reichliche Mengen von erdigem Koth auf der Oberfläche. Ich möchte bemerken, dass beide Köpfe zu gleicher Zeit zur Nahrungsaufnahme befähigt wurden, und dass der Darm beider Schwanzstücke reichlich Inhalt aufwies. Ob eine Darmverbindung der beiden Schwanzstücke besteht, wird sich aus der histologischen Untersuchung ergeben.

Die Leibeshöhlen beider Schwanzstücke communiciren mit einander.

Am 26. September 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung konservirt. — Alter der Vereinigung also 9 Monate 24 Tage.

Wir haben hier ein merkwürdiges Doppelindividuum vor uns entstehen sehen, welches eine ausgeprägte nervöse Selbständigkeit der Einzelindividuen zeigt. Jedes Theilstück hat sich zu einem vollkommenen Thier ergänzt, ohne dass die durch die Transplantation hergestellte Vereinigung gelöst worden wäre, gewiss der beste Beweis für die Dauerhaftigkeit der Verwachsung.

Bei einer allgemeinen Würdigung dieser Fälle von Regeneration eines oder zweier Köpfe muss ich an die Ausführungen erinnern, die ich anlässlich des Auftretens von Regeneraten bei den Vereinigungen unter einem Drehungswinkel von 90° und 180° zu machen Gelegenheit hatte (cf. pag. 466). Ich wies darauf hin, dass das Vorkommen von Regeneraten bei solchen Vereinigungen, bei welchen eine Verbindung der Ganglienketten unmöglich erschien, ferner dass die konstante Lage der Regenerate an der Ventralseite einen großen Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration überhaupt in hohem Grade wahrscheinlich mache. Die Befunde, die sich bei den vorliegenden Versuchsthiern ergaben, sind geeignet die obige Annahme vollständig zu bestätigen. Auch hier beobachteten wir stets das Hervortreten der Regenerate an der Ventralseite resp., wie es in dem Fall des Thieres 285 war, den ununterbrochenen Übergang der Ventralseite des einen Theilstückes in die der Neubildung. Ferner kommt es auch bei den hier in Frage stehenden Vereinigungen selten zu einer funktionsfähigen Verbindung der Nervenketten. Tritt auch wirklich eine histologisch nachweisbare Nervenverbindung ein, so bedeutet diese immer noch keinen Ersatz der wichtigsten, um den

Schlund gelegenen Theile des Nervensystems, und dem regenerativen Bestreben, diese Theile zu ersetzen, ist mit dieser Verwachsung natürlich nicht Genüge geschehen; die Verhältnisse liegen also hier genau so, wie bei den Regenerationen an der Vereinigungsstelle von Theilstücken, die unter einem bestimmten Drehungswinkel vereinigt sind. Das Auftreten der Regenerate begünstigend wirkt der Umstand, dass es bei den Vereinigungen zweier Schwanzstücke häufig zu einer starken Entwicklung des »Narbengewebes« kommt. Wesshalb in manchen Fällen sich nur ein Kopf, in einem anderen Falle sich deren zwei entwickelten, vermag ich nicht zu erklären.

Weiterhin ist es auffällig, dass bei manchen Theilstücken, bei welchen eine Regeneration des abgeschnittenen Kopfendes in Folge der Transplantation nicht stattfinden konnte, einige Zeit nach der Vereinigung Schwanzregenerate auftreten, ohne dass ein Verlust von Segmenten vorhergegangen wäre. Ich habe über den Zusammenhang dieser Regenerationen mit der Unterdrückung der Kopfbildung keine weiteren Untersuchungen angestellt, möchte aber nicht unterlassen, auf diesen Umstand aufmerksam zu machen.

Diejenigen Transplantationen von Schwanzstücken, bei welchen die Regeneration eines Kopfes unterdrückt wurde, schienen mir außerordentlich günstige Verhältnisse für die Untersuchung der Frage zu bieten, ob der Regenwurmkörper zur Erzeugung von Heteromorphosen (LOEB [71]) befähigt sei. Nach den bedeutungsvollen Experimenten von LOEB an Hydroiden ist neuerdings von VAN DUYN (32) auch für niedere Würmer (Planarien) die Möglichkeit der Darstellung von Heteromorphosen dargethan worden. Dass der Fähigkeit, Heteromorphosen zu erzeugen, eine noch größere Verbreitung im Thierreich zukommt, als bis jetzt bekannt ist, steht wohl außer allem Zweifel. Es schien mir desshalb geboten, das zur Verfügung stehende Material auch nach dieser Richtung hin auszunutzen. — Ich entfernte bei einer Anzahl von gut vereinigten Schwanzstücken, die nach längerer Zeit eine Kopfneubildung an der Vereinigungsstelle nicht gezeigt hatten, mit der Schere die Schwanzenden bis zu einer Länge von 1 cm und beobachtete die in allen Fällen eintretende Regeneration. Bereits nach wenigen Tagen entstand eine neue Afteröffnung und im Verlauf von 2—4 Wochen trat ein viele Segmente umfassendes kleines Regenerat auf, welches schnell heranwuchs und in allen Fällen ein Afterende, niemals aber einen Kopf darstellte.

b. Vereinigung zweier aboraler Pole (Transplantation zweier Kopfstücke). (Fig. 11.)

Von meinen sämtlichen Versuchen war die Vereinigung von Kopfstücken entschieden das Schwierigste. Trotz großer Bemühungen und trotz der Anwendung der allerverschiedensten Methoden bin ich nur zu einem kaum nennenswerthen Resultate gelangt. Im Ganzen wurden 113 Vereinigungen vorgenommen.

Zunächst versuchte ich die Theilstücke, bestehend aus der vorderen Körperhälfte eines Thieres, auf dem gewöhnlichen Wege durch Seidenligaturen in Kontakt zu halten, es zeigte sich indessen, dass auf diese Weise nicht zum Ziele zu gelangen war; sämtliche Nähte rissen in Folge der aus einander gerichteten Bewegung der Theilstücke fast unmittelbar nach der Operation aus, wobei auch wohl als wesentlicher Faktor der Widerstand, den das feuchte Fließpapier den kriechenden Thieren bot, mitwirkte. — Nachdem eine Vereinigung unter Drehung der Theilstücke um 180° , sowie eine Verkürzung des einen Theilstückes sich als ebenso erfolglos erwiesen hatten, versuchte ich eine neue Methode:

Die Theilstücke wurden möglichst klein gewählt (vorderes Körperviertel), so dass die Vereinigungsstelle in den widerstandsfähigeren vorderen Theil des Hautmuskelschlauches fiel, und dann durch zwei bis vier »umschlungene Nähte«, wie sie bei gewissen chirurgischen Operationen zur Erzielung einer besonders guten Adaption der Wundränder im Gebrauch sind, verbunden. Als Aufenthaltsort diente den operirten Thieren eine sog. »feuchte Kammer«, die ich in einfachster Weise aus einem gewöhnlichen Wasserglas darstellte. Während bisher sämtliche Thiere im Verlauf der ersten 2—3 Tage sich getrennt hatten resp. abgestorben waren, gelang es mir durch Anwendung der genannten Methode bei einem Thier (Versuch Nr. 55) die Verbindung der Theilstücke etwas länger zu erhalten. Am 18. November 1895 war das Thier operirt worden; bereits am 23. November hatten sich sämtliche Nähte abgestoßen, die Vereinigung erschien gut. Ein neuer Übelstand machte sich indessen bemerkbar: die Theilstücke fingen an in ihren aboralen Partien dicker und dicker zu werden, bis sie flaschenförmig aufgetrieben erschienen; zugleich nahm die Lebensenergie des Thieres immer mehr ab, bis es am 4. December (also nach 16 Tagen) zu Grunde ging. Die Sektion ergab, dass der Tod in Folge einer Darmruptur eingetreten war; reichliche Mengen von Nahrungsballen und

Flüssigkeit, die keinen Abgang nach außen zu finden vermocht hatten, befanden sich in dem zerrissenen Darm und frei in der Leibeshöhle.

Dieser Fall lehrte mich, dass der Darm vor der Operation zu entleeren sei und dass eine erneute Nahrungsaufnahme vermieden werden müsse. (Die Anlage einer Darmfistel missglückte stets, indem die Thiere abstarben.)

Um die beiden genannten Postulate zu erfüllen, dekapitierte ich die Thiere bis zum dritten resp. vierten Segment und hielt sie bis zur vollständigen Entleerung des Darmes in feuchtem Fließpapier. Erst dann wurde die Transplantation vorgenommen. Es gelang mir so bei einem Thier (Versuch Nr. 70; operirt am 6. December 1895) die Vereinigung der Theilstücke bis zum 9. Tage zu erhalten, ohne dass eine Auftreibung des Körpers zu bemerken gewesen wäre. Indessen fand eine einfache Trennung der Theilstücke am 15. December in Folge unbekannter Einflüsse statt.

Wenn auch viele Thiere das Abschneiden mehrerer Kopfsegmente in Verbindung mit der nachfolgenden Transplantation zu ertragen vermochten, so bildete die Dekapitation doch immer einen bedeutenden Eingriff in den Organismus des Wurmes, dem auch viele Exemplare erlagen und der keineswegs, bei der größeren Gefahr der Infektion, geeignet war, den Verlauf der Vereinigung günstig zu beeinflussen. Ich versuchte daher einen anderen Weg einzuschlagen und brachte die für die Transplantation bestimmten Thiere einige Tage vor der Operation in ein Gefäß mit feuchter Leinwand, indem ich voraussetzte, dass die Würmer nicht im Stande seien von derselben zu fressen. Diese Methode bewährte sich sehr gut. Nach Ablauf weniger Tage hatten die Würmer ihren Darm vollkommen entleert, ohne von Neuem Nahrung aufnehmen zu können.

Durch die Zusammenstellung der sich bis dahin am besten bewährenden Methoden: Entleerung des Darmes durch einen mehrtägigen Aufenthalt in feuchter Leinwand, die Wahl möglichst kleiner Theilstücke (erstes Viertel des Körpers), die Vereinigung durch die umschlungene Naht, endlich das Halten der operirten Thiere in feuchter Kammer — gelang es mir nach vielen fruchtlosen Bemühungen bei zwei von den 113 operirten Thieren (Versuch Nr. 152, 153) eine etwas längere Vereinigung zu erzielen.

Versuch Nr. 152. — 1 Thier. — *Allolobophora terrestris*, ohne Clitellum. — Operirt am 21. Mai 1896. — Am 13. Juni zeigte das Thier eine Auftreibung der aboralen Enden der Theilstücke durch

Flüssigkeit (die Vereinigung ist gut); in Folge dessen wird das Thier am 15. Juni konservirt. — Alter der Vereinigung also 25 Tage.

Versuch Nr. 153 (Fig. 11). — 1 Thier — *Allolobophora terrestris*, mittelgroß, ohne Clitellum. — Operirt am 21. Mai 1896. — Am 26. Mai hatten sich sämtliche Nähte abgestoßen, die Vereinigung erschien gut.

Was die Bewegung des Thieres (Alter 28 Tage) anbelangt, so konnte ich Folgendes feststellen: Die Bewegungsrichtung der Theilstücke ist meist verschieden, selten kriechen dieselben einander parallel gelagert nach derselben Seite. Im letzteren Falle findet die Fortbewegung ohne Schwierigkeiten statt. Jede andere (nicht parallele) Bewegung der Theilstücke führt zu einer Streckung des ganzen Thieres und damit zu einer direkt entgegengerichteten Bewegung der Theilstücke. Vom oralen Ende derselben geht eine Verdünnungswelle bis zur Vereinigungsstelle und erlischt hier. Die der Verdünnungswelle folgende Verdickungswelle erreicht dagegen meist nicht die Vereinigungsstelle, sondern hört etwa in der Mitte des betr. Theilstückes auf, da durch die Last des anhängenden anderen Theilstückes oder in Folge von dessen Gegenzug eine Fortbewegung der Vereinigungsstelle nicht stattfinden kann. Eine Zeit lang befindet sich nun die der Vereinigungsstelle zunächst gelegene Partie des betr. Theilstückes im Zustand maximaler Streckung. Für gewöhnlich giebt nun dieses Theilstück den Versuch zur Vorwärtsbewegung auf und kontrahirt sich. Seltener wird durch starke Aktion der Längsmuskulatur unter äußerster Anstrengung doch ein Fortschreiten der Verdickungswelle bis zur Vereinigungsstelle erzwungen und so ein Fortziehen des anderen Theilstückes bewerkstelligt (falls das letztere nicht im selben Augenblick die gleiche Anstrengung macht). In solchen Fällen verläuft die Verdickungswelle aber nicht regelmäßig, sondern lässt den Körper missgestaltet und höckerig erscheinen. Selten entschließt sich ein Theilstück dazu, von einer Vorwärtsbewegung in seinem Sinne abzustehen und sich der Vorwärtsbewegung des anderen Stückes rückwärts kriechend anzuschließen (koordinirte Bewegung). — Reizungsversuche ergeben eine nervöse Selbständigkeit eines jeden Theilstückes.

Tod des Thieres am 27. Juli. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 6 Tage. Die Vereinigung erscheint gut, der Körper mäßig stark aufgetrieben.

Weiterhin möchte ich erwähnen, dass es mir gelungen ist auf dem Wege der Ringbildung aus zwei vereinigten Schwanzstücken

(Versuch Nr. 163) bezüglich der dauernden Vereinigung zweier aboraler Enden ein sehr befriedigendes Resultat zu erzielen. Es bestand hier die aborale Vereinigung 9 Monate 15 Tage. Näheres findet sich im folgenden Kapitel.

Aus diesen Befunden geht hervor, dass die Vereinigung zweier Kopfstücke zwar äußerst schwer zu bewerkstelligen, aber doch möglich ist, und zwar kommt es, wie mehrere Fälle beweisen, zu einer wirklichen Verwachsung. Eine dauernde Vereinigung, oder, besser gesagt, ein längeres Weiterexistiren des durch die Transplantation geschaffenen Individuums, wie wir es bei fast allen anderen Versuchen beobachten konnten, ist bei Kopfvereinigungen überhaupt nicht möglich. Da wir den Versuchsthieren jede Nahrung vorenthalten müssen, so erstreckt sich die Lebensdauer derselben nur auf diejenige Zeit, die ein Regenwurm überhaupt bei vollständiger Carenz (abgesehen von der Wasseraufnahme) zu leben vermag, und diese Zeit beträgt, wie wir oben gesehen haben, im günstigsten Falle ca. 1 Jahr. Indessen wird wohl schwerlich ein Versuchsthier bei dem höchst ungünstigen Aufenthalt in der feuchten Kammer es bis zu einem solchen Alter zu bringen vermögen, ganz abgesehen davon, dass auch in Folge zu reichlicher Flüssigkeitsaufnahme eine Darmruptur eintreten kann (cf. Versuch Nr. 152). Das Letztere gilt natürlich nicht für das Thier des Versuchs Nr. 163, welches von vorn herein in Fließpapier gehalten wurde.

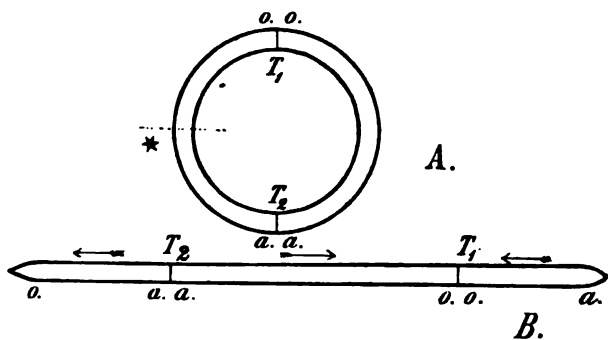
Anhangsweise möchte ich noch bemerken, dass ich auch die Vereinigung dreier Theilstücke mit ihren gleichnamigen Enden versucht habe, und zwar so, dass an der ersten Vereinigungsstelle die Verbindung zweier aboraler, an der zweiten diejenige zweier oraler Enden vorlag. In allen Fällen trennten sich die Thiere an der ersten Operationsstelle, während die zweite Vereinigung meist bestehen blieb. Wir hatten also nunmehr die einfache Vereinigung zweier Schwanzstücke, von denen das eine die ihm fehlende aborale Partie in kurzer Zeit regenerirte. (Versuch Nr. 120, 285.) Die fragliche Vereinigung dreier Theilstücke ist mir indessen doch auf indirekte Art gelungen (cf. folgendes Kapitel, Versuch Nr. 163).

c. Darstellung eines Ringes aus zwei vereinigten Schwanzstücken. (Fig. 12 a, b.)

Aus dem durch Verbindung zweier Schwanzstücke dargestellten Individuum versuchte ich in analoger Weise, wie bei nur einem Theilstück einen Ring zu bilden, in der Voraussetzung, dass es mir

vielleicht hier, wo eine Progressivbewegung und eine Nahrungsaufnahme unmöglich war, leichter gelingen würde, eine dauernde Vereinigung zweier aboralen Pole zu erzielen. Andererseits beabsichtigte ich den gebildeten Ring später in der Mitte zwischen beiden Operationsstellen aus einander zu schneiden, um so zu einem Thier, bestehend aus drei mit ihren gleichnamigen Polen vereinigten Theilstücken zu gelangen, dessen Darstellung, wie im vorigen Abschnitt bemerkt, auf direktem Wege nicht gelungen war (Figur IX).

Fig. IX.



Schema zur Darstellung eines Ringes aus zwei vereinigten Schwanzstücken. A der Ring. T₁ Vereinigungsstelle der oralen Pole (o o). T₂ Vereinigungsstelle der aboralen Pole (a a). * Stelle, an welcher der Ring durchgeschnitten wurde, um das Thier B zu erhalten. Die Pfeile deuten die Bewegungsrichtungen des Thieres an. Die Buchstabenbezeichnung ist die gleiche wie bei A.

Bei der Anstellung der Versuche ergaben sich dieselben Schwierigkeiten, wie bei der Ringbildung aus einem Theilstück in noch viel höherem Maße. Die meisten Vereinigungen der aboralen Enden trennten sich noch während der Operation in Folge von Autotomie. Gelang es mir die Operation ohne Störung zu Ende zu führen, so machte das Thier, sobald es aus der Betäubung erwacht war, die heftigsten Bewegungen der verschiedensten Art, bis endlich in Folge der durch letztere bewirkten Zerrungen etc. die aborale Vereinigung sich löste. Oft blieben dabei mehrere von dem einen Ende abgestoßene Segmente auf der Wundfläche des andern haften, ohne indessen weiterzuleben. — Bei manchen Thieren versuchte ich erfolglos die aborale Vereinigung 3—4 mal.

Nach vielen vergeblichen Anstrengungen brachte ich endlich in einem Falle, und zwar bei einem Thier des Versuchs Nr. 163, die Darstellung eines Ringes zuwege.

Am 2. Juni 1896 wurden zwei der sechs ersten Segmente be-
raubten mittelgroße Exemplare von *Allolobophora terrestris* mit

ihren oralen Wundflächen in normaler Stellung vereinigt (I. Operation). Nachdem am 8. Juli die Nähte künstlich entfernt worden waren und die Vereinigung sich als gut erwiesen hatte, nahm ich am 10. Juli (also nach 38 Tagen) die II. Operation in der Weise vor, dass ich den Theilstücken die hintere Körperpartie bis zum 34. resp. 31. Segment der ursprünglich vollständigen Würmer entfernte und die so geschaffenen aboralen Wundflächen mittels vier umschlungener Nähte vereinigte (Fig. IX *Aaa* und Fig. 12*aa*). Der so gebildete Ring war im Verhältnis zu der ursprünglichen Größe der Schwanzstücke allerdings sehr klein geworden (er zählte im Ganzen 53 Segmente, und zwar bestand das eine Theilstück aus 28, das andere aus 25 Segmenten). Durch die Verlegung der II. Operationsstelle in den Vorderkörper erreichte ich es indessen, dass eine Trennung durch Autotomie nicht erfolgte.

Die Nähte stießen sich im Verlauf der ersten 8 Tage ab. Die Vereinigung der aboralen Pole erschien vorzüglich.

Am 11. August konnte ich an dem gut vereinigten Ring folgende physiologische Beobachtungen anstellen: meist liegt das Thier unbeweglich da. Reizt man das eine Theilstück mit der Nadel, so tritt bei ganz schwacher Berührung nur eine umschriebene Verdickung der Reizstelle auf. Bei mäßig starken Reizen zuckt gleichzeitig das gereizte, wie das ungereizte Theilstück. Dass die Zuckung des letzteren nicht sekundär als Folge der Zuckung des ersteren entsteht, geht daraus hervor, dass nach öfterer Reizapplikation das gereizte Stück gar nicht mehr, wohl aber das nicht gereizte Stück deutlich reagirte. Welche von den beiden Vereinigungsstellen die Reizübertragung vermittelte, oder ob vielleicht gar beide dazu im Stande waren, musste ich vorläufig dahingestellt sein lassen.

Die Bewegung nimmt meist von den vereinigten oralen Polen ihren Anfang, weniger oft von den aboralen. Im ersteren Falle erreichen die Wellen selten, im letzteren Falle fast stets die andere Vereinigungsstelle.

Die Kontraktionen der Theilstücke vollziehen sich meist gleichzeitig. Die Gestalt des Ringes erfährt bei diesen Bewegungsversuchen verschiedene Formveränderungen: beim Beginn der Verdünnungswelle bildet er ein Queroval, bei der Verdickungswelle ein Längsoval, um dann wieder zur runden Form zurückzukehren. Auch hier ruft die Verdünnungswelle in besonders deutlicher Weise eine passive Verdickung hervor. Die wirkliche Fortbewegung vom Orte ist trotz der lebhaften Kontraktionen äußerst gering. Legt man den

Ring auf die Dorsalseite, so findet sofort eine Achsendrehung des ganzen Ringes um 180° statt, so dass nunmehr wieder die Ventralseite der Unterlage anliegt, ein deutlicher Beweis für die in ausgeprägtem Maße entwickelte stereotropische Reizbarkeit (LOEB [69]) des Regenwurmkörpers.

Nachdem in dem beschriebenen Verhalten des Ringes keine weitere Änderung eintrat, durchschnitt ich denselben am 22. August in dem etwas längeren Theilstück dicht hinter dessen Muskelmagen, so dass ein aus drei mit ihren gleichnamigen Polen vereinigten Theilstücken bestehendes Thier entstand (siehe Textfigur IX B), dessen zukünftiges Kopfstück aus neun Segmenten (dem 25. bis 34. Segment des normalen Wurmes), dessen Mittelstück aus 25 und dessen zukünftiges Endstück aus 19 Segmenten bestand. Bemerken möchte ich noch, dass bei diesem Thier an der oralen Vereinigungsstelle, wie schon a. a. O. bereits erwähnt, ein reichlich entwickeltes Narbengewebe bestand, welches bereits vor der Ringbildung entstanden war und jetzt ein normales Segment und zwei »compound metameres« (MORGAN [76]) aufwies (cf. Fig. 12 b).

Die Wunden schlossen sich im Verlauf von wenigen Tagen und zeigten, wie ich vorweg bemerken will, aber bis zum 25. April 1897 noch keine Spur von Regeneration.

Nunmehr konnte ich mir auch über die Reizleitung der Vereinigungsstellen Aufschluss verschaffen. Es ergab sich, dass bei Reizung des Mittelstückes das Schwanzstück, und umgekehrt, reagirte, nicht aber das Kopfstück; das letztere war in Bezug auf eine Nervenverbindung also vollständig isolirt; während zwischen Mittelstück und Schwanzstück durch die orale Vereinigungsstelle hindurch eine Reizleitung bestand. Dieses ist also der zweite Fall, bei welchem eine funktionsfähige Verbindung der gleichnamigen Nervenenden zu Stande gekommen ist (cf. pag. 493).

An der Bewegung des Thieres betheiligen sich nur Mittel- und Schwanzstück, das Kopfstück verhält sich vollkommen passiv, oder seine Kontraktionen sind so schwach, dass es bei seiner Kleinheit auf die Gestaltung der Fortbewegung überhaupt nicht den geringsten Einfluss hat. Die Bewegung entspricht so genau derjenigen zweier vereinigten Schwanzstücke: es kommt zu einer Ausbiegung der oralen Vereinigungsstelle, und das ganze Thier bewegt sich in einer Richtung, die senkrecht auf der ursprünglich eine gerade Linie bildenden gemeinschaftlichen Längsachse steht.

Am 25. April 1897 erschien das Thier vollkommen lebensfrisch

und gut vereinigt, von einer Regeneration des Kopfes resp. Schwanzes ist noch keine Spur vorhanden. Reizungs- und Bewegungsversuche ergeben das gleiche Resultat, wie oben beschrieben. — Alter der oralen Vereinigung also 10 Monate 23 Tage, der aboralen Vereinigung 9 Monate 15 Tage. Am 1. Mai 1897 fand ich das Thier todt vor.

Dieser einzige Versuch hat uns Gelegenheit gegeben, mehrere interessante und wichtige Thatsachen zu konstatiren. Zunächst hat sich ergeben, dass es möglich ist, aus der Vereinigung zweier Schwanzstücke einen Ring darzustellen; zugleich erhielten wir einen werthvollen Beitrag zu dem Kapitel von der Vereinigung zweier aboralen Pole, die hier bis zu einem Alter von $9\frac{1}{2}$ Monaten beobachtet werden konnte. Endlich gelang uns die Darstellung eines Thieres aus drei mit ihren gleichnamigen Polen vereinigten Theilstücken; das letztgenannte Resultat würde allerdings erst dann vollständig sein, wenn eine Neubildung von Mund und After eingetreten wäre.

Zum Schluss möchte ich noch darauf aufmerksam machen, dass das vorliegende Versuchsthier seit 10 Monaten 23 Tagen jeder Nahrung entbehrt hat, gewiss ein weiterer Beweis für die Lebensfähigkeit der Regenwürmer.

3. Pfropfung von Theilstücken in senkrechter Stellung zur Längsachse eines anderen vollständigen Individuums.

Die in diesem Kapitel zu beschreibenden Versuche liefern die auffälligsten und sonderbarsten Formen der Transplantation, Monstrositäten, deren landläufige Bezeichnung »gegabelte Thiere« nicht unzutreffend ihren allgemeinen Habitus kennzeichnet. Besonderes Interesse besitzt diese Versuchsreihe auch desshalb, weil in der freien Natur gelegentlich Missbildungen gefunden werden, die eine große Ähnlichkeit mit den von mir künstlich dargestellten Formen zeigen. Auf jene in der freien Natur vorkommenden Missbildungen werde ich am Schlusse dieses Kapitels etwas näher einzugehen haben.

Die Zahl der auf diese Reihe entfallenden Versuche ist 61. Ich theile dieselben in zwei Hauptgruppen ein, je nachdem das transplantierte Theilstück ein Kopf- oder Schwanzstück darstellt. Innerhalb dieser beiden Gruppen ist, abgesehen von homo- und heteroplastischer Transplantation, von besonderer Bedeutung die Orientirung des transplantierten Kopf- oder Schwanzstückes gegenüber dem vollständigen Individuum. Der Kürze halber bezeichne ich letzteres als »Hauptstück«, erstere als »Seitenstücke«.

Die specielle Technik dieser Versuche war kurz folgendermaßen: das Seitenstück wurde einem Wurm entnommen, der etwas kleiner war als das Hauptstück, um bei letzterem die Anlage einer verhältnismäßig großen Wunde zu vermeiden. Letztere wurde am betäubten Wurm in der Weise angelegt, dass mittels einer spitzen, gut fassenden Pincette eine kleine Falte des Hautmuskelschlauches gebildet wurde, die dann mit der Schere einfach abzuschneiden war. Auf diese Weise erhielt ich eine länglich runde Öffnung mit glatten Rändern. Sollte auch eine entsprechende Wunde des Darmes angelegt werden, so verfuhr ich bei diesem Organ in analoger Weise. Bei ventral resp. dorsal anzulegender Darmwunde wurden so die gewünschten Excisionen an den Blutgefäßen und dem Bauchstrang von selbst bewirkt. Um Autotomie an der Wundstelle zu verhindern, verlegte ich letztere stets in das vordere Körperdrittel. Ebenso fiel die quere Schnittfläche des Seitenstückes stets in das erste Körperdrittel des betr. Thieres. Die Befestigung des Seitenstückes auf der Wunde des Hauptstückes geschah durch 4—6 Seidenligaturen. Bei Transplantation von Schwanzstücken wurden die Versuchsthiere, wie gewöhnlich in Fließpapier, bei Versuchen mit Kopfstücken hingegen in feuchter Kammer gehalten.

a. Transplantation eines Schwanzstückes.

Ich führe diese Gruppe desshalb als erste an, weil sie die meisten gelungenen Versuche umfasst und weil, bei der geringeren Schwierigkeit eine Verwachsung zu erzielen, eine große Vielgestaltigkeit der Versuche ermöglicht werden konnte.

α. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene). (Fig. 16.)

Diese Art von Transplantation wurde sowohl bei einfachen Hautmuskelschlauchwunden, wie auch bei Komplikationen der letzteren mit entsprechenden Darmwunden mit Erfolg versucht. Vereinigungen in normaler Orientirung der Körper zu einander gelangen leichter als Pfropfungen unter Drehung des Seitenstückes um 180°. Mehrere gut gelungene heteroplastische Transplantationen sind hier noch zu erwähnen, und zwar handelte es sich in allen Fällen der Heteroplastik um Vereinigungen von *Lumbricus rubellus* als Hauptstück und *Allolobophora terrestris* als Seitenstück. Drei Thiere davon lebten über 2 Monate.

Betrachten wir zunächst Transplantationen ohne Verletzung der inneren Organe des Hauptstückes und bei normaler Orientirung der Stücke zu einander.

Im Verlauf der ersten 5 Tage stoßen sich die Nähte in der Mehrzahl der Fälle ab. Die longitudinalen Organe des Hauptstückes sind in ihrer Funktion durchaus nicht beeinträchtigt; nur bei der Lokomotion machen sich Störungen geltend, die z. Th. auf die Verwundung, dann aber auch auf die Behinderung des Hauptstückes durch das anhängende Seitenstück zurückzuführen sind. Was das letztere anbetrifft, so entleert sich sein Darm innerhalb der ersten beiden Tage nach der Operation vollständig, ohne natürlich später wieder gefüllt zu werden. In einigen Fällen wurde beobachtet, dass am Schwanzende des Seitenstückes sich successive mehrere Segmentkomplexe abstießen (Autotomie), ohne dass eine Störung im Wohlbefinden des Stückes eingetreten wäre. Eine Afteröffnung bildete sich bald wieder, auch wenn Darminhalt nicht mehr vorhanden war.

Bei einem Versuchsthier begann nach Ablauf von 4 Wochen das Seitenstück dicker und dicker zu werden, während es zugleich in Folge Abnahme des Pigmentes ein glasartig durchsichtiges Aussehen annahm. Wie ich mich durch einfache äußere Besichtigung überzeugen konnte, war der Darm leer und collabirt. Die Leibeshöhle erschien dagegen mit Perivisceralflüssigkeit stark gefüllt. Im Übrigen zeigte das Seitenstück eine normale Beweglichkeit und Reizbarkeit. Nach Ablauf von 3 Monaten wurde das Thier konservirt, ohne dass bis dahin eine Änderung in dem oben beschriebenen Befund eingetreten wäre. Offenbar hatten wir es hier mit einem pathologischen Zustand zu thun, für den ich eine Erklärung nicht zu geben vermag.

Über die Art und Weise der Fortbewegung konnte ich bei mehreren 2 Monate alten Thieren Folgendes feststellen:

Im Allgemeinen besteht eine Koordination der Bewegung beider Stücke, das heißt: das Seitenstück schließt sich, durch das Hauptstück angeregt, in der Richtung seiner Bewegung letzterem an. Natürlich kann bei der Lokomotion die Stellung des Seitenstückes senkrecht zum Hauptstück nicht beibehalten werden, vielmehr wird beim Fortschreiten der Bewegung die Stellung des Seitenstückes derart verändert, dass seine Längsachse mit der Richtung der Bewegung und so mit der Längsachse des Hauptstückes möglichst zusammenfällt (Fig. 16). Die Folge dieser Verschiebung ist 1) eine Aneinanderlagerung der beiden Hinterkörper, und 2) eine Einknickung des Hauptthieres an der Vereinigungsstelle. Da nur diese Gestaltung des Versuchsthieres die Möglichkeit einer Fortbewegung im Fließ-

papier resp. in der Erde gewährt, so wird sie fast dauernd beibehalten und nur dann geändert, wenn das Seitenstück in Folge von irgend welchen Reizen autonome Bewegungen ausführt. Durch die Wirkung der »funktionellen Anpassung« (Roux [88]) hat die Vereinigungsstelle bereits nach 2 Monaten eine Konfiguration angenommen, wie sie im Vorstehenden für die Fortbewegung beschrieben wurde.

Beobachtet man bei der Fortbewegung die Aktion des Hautmuskelschlauches, so ist festzustellen, dass die Verdickungswelle des Hauptthieres die Operationsstelle vollständig passirt und auf den Hinterkörper des Hauptstückes sich fortsetzt. Die Verdünnungswelle passirt dagegen nur theilweise die Vereinigungsstelle. Man beobachtet nämlich nur auf der dem gepfropften Seitenstück gegenüberliegenden Körperseite eine schwache Kontraktion der Ringmuskulatur, die aber nicht ausreichend ist, eine ausgiebige aktive Verdünnung der operirten Metameren herbeizuführen. Die Vereinigungsstelle erscheint so als undeutlicher Wulst und in Folge der einseitigen Muskelwirkung nach der gesunden Seite hin ausgebogen. Dieser Befund stimmt mit den Beobachtungen überein, welche ich bei einfachen Defekten des Hautmuskelschlauches zu machen Gelegenheit hatte.

Auf das Seitenstück setzen sich die Kontraktionswellen des Hauptstückes nicht fort. Der Anstoß zur Progressivbewegung des ersteren wird durch eine von dem Hauptstück aus bewirkte passive Verdünnung seiner ersten Segmente gegeben, die ihrerseits wieder reflektorisch eine aktive Verdickung auslöst etc. Es verhält sich also das Seitenstück vollständig wie jedes Schwanzstück, welches mit seinem Kopfstück in keiner nervösen Verbindung steht.

Reizversuche ergeben stets nur eine Reaktion des direkt vom Reiz getroffenen Stückes, woraus man schließen muss, dass keinerlei Verbindung der Ganglienketten beider Stücke besteht. Auf starke Reize antwortet das Seitenstück durch schlagende und windende Bewegungen, wodurch sekundär das Hauptstück ebenfalls zu Bewegungen veranlasst werden kann.

Werfen wir jetzt einen Blick auf das Verhalten der Segmentgrenzen, also der Segmentirung überhaupt, wie es an der Vereinigungsstelle bei seitlichen Pfropfungen sich bemerkbar macht. Bei jungen Transplantationsstadien verbindet ein unsegmentirtes Regenerationsgewebe die vereinigten Stücke. Beim Älterwerden der Versuchsthiere kommt es allmählich zur Segmentirung dieses Verbindungs-

gewebes, und bei 2—3 Monaten alten Thieren konstatirt man, dass die Segmentgrenzen der beiden Stücke an deren Vereinigungsstelle in mehr oder weniger großer Vollständigkeit in einander übergehen. Transplantationen mit genau senkrechter Stellung der Stücke zu einander gestatten natürlich eine derartige Verschmelzung der Segmente in äußerst geringem Maße; charakteristisch für diese genau senkrechten Transplantationen ist die Verschmelzung dreier Segmentgrenzen zu einem dreispitzigen Kreuz (Fig. X). Wurde ein Seitenstück mit schiefer Schnittfläche transplantiert (das natürlich von vorn

Fig. X.

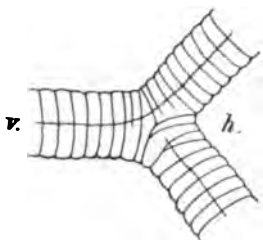


Fig. XI.

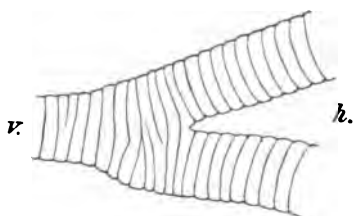


Fig. X. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene). Verhalten der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle bei senkrechter Einpflanzung des Seitenstückes.

Fig. XI. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene). Verhalten der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle bei schiefer Einpflanzung des Seitenstückes.

herein einen spitzen Winkel mit dem Hinterkörper des Hauptstückes bilden musste), so tritt eine Verschmelzung der Grenzen fast sämtlicher Segmente der Transplantationsstelle ein. Segmentanomalien sind dabei sehr häufig (Fig. XI).

Was die seitlichen Transplantationen mit Verletzung des Darmes des Hauptstückes anbelangt, so sind die äußeren Verhältnisse im Allgemeinen dieselben, wie sie im Vorstehenden für die Pfropfung in eine einfache Hautmuskelschlauchwunde geschildert wurden.

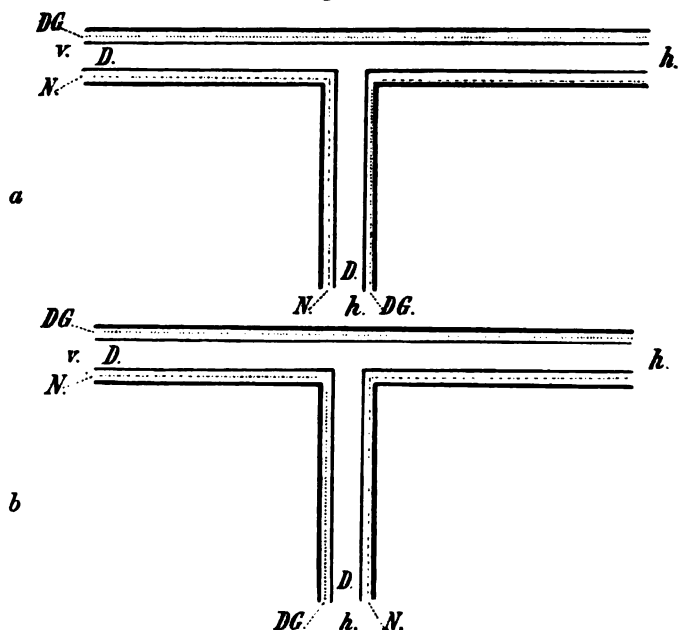
Zunächst entleert sich im Verlauf von etwa 2 Tagen der Darm des Seitenstückes vollständig, worauf nach ungefähr einer Woche wieder Inhalt in demselben auftritt.

Eine funktionsfähige Kommunikation beider Darmlumina ist somit sicher festgestellt. In dem hinter der Operationsstelle gelegenen Darmabschnitt des Hauptstückes ist stets Inhalt nachweisbar, ebenso finden sich stets abgesetzte Fließpapierballen, — Thatsachen, die dafür sprechen, dass der Darm des Hauptstückes durch die Operation keine bemerkenswerthe Funktionsstörung erlitten hat.

β. **Ventrale und dorsale Pfropfung (Gabelung in der Sagittalebene).**

Nachdem ich mich durch die zeitlich vorausgegangenen seitlichen Pfropfungen von der Möglichkeit dieser Art von Transplantation überzeugt hatte, war es mir darum zu thun, eine Verbindung der inneren Organsysteme beider Stücke nach Möglichkeit herzustellen (was mir bei den seitlichen Pfropfungen nur für den Darm gelungen war), um so eine größere innere Einheitlichkeit des durch die Transplantation dargestellten Individuums anzubahnen.

Fig. XII.



Schemata zur Veranschaulichung des Verhaltens der einzelnen longitudinalen Organsysteme bei ventralen Pfropfungen. *D* Darm. *N* Nervensystem. *DG* Dorsalgefäß. *v* vorn. *h* hinten. Näheres siehe im Text.

Bezüglich des Nerven- und Blutgefäßsystems mussten ventrale und dorsale Transplantationen zweifellos gute Resultate liefern. Durch die verschiedene Orientirung des Seitenstückes zum Hauptstück konnten ferner die Versuche in interessanter Weise doppelseitig gestaltet werden. Orientirte ich z. B. das Seitenstück zum Hauptstück so, dass die Ventralseite des ersteren nach dem Oralende des letzteren gerichtet war (Fig. XIIa), so lagen die Ganglienkette der vorderen Abtheilung des Hauptstückes und des Seitenstückes derart genähert, dass eine eventuelle Vereinigung dieser

Theile ermöglicht war. — Pflropfte ich das Seitenstück in umgekehrter Weise so, dass seine Ventralseite nach rückwärts gekehrt war (Figur XII *b*), so konnte eine eventuelle nervöse Verbindung zwischen Hinterkörper des Hauptstückes und Seitenstück erfolgen. Im ersteren Falle vereinigten sich also ungleichnamige Pole der Ganglienketten, im letzteren gleichnamige Pole. In der vorbeschriebenen Art und Weise wurden die Versuche dieser Reihe denn auch angestellt.

Die Schwierigkeit, eine Verwachsung der Stücke zu erzielen, war besonders bei den ventralen Transplantationen sehr groß. Die meisten Versuchsthiere trennten sich im Verlaufe von 24 Stunden oder nach einigen Tagen, wohl desshalb, weil beim Kriechen die an der Ventralseite gelegene Transplantationsstelle den meisten Insulten ausgesetzt war. Ich habe bis jetzt so nur vier wirkliche Verwachsungen der Stücke erhalten, von denen nur zwei die gewünschte nervöse Verbindung, und zwar die der ungleichnamigen Pole der Ganglienketten, besitzen. Etwas günstiger gestaltete sich das Gelingen der dorsalen Transplantationen, immerhin stehen mir von dieser Gruppe auch nur wenige Exemplare zur Verfügung.

Betrachten wir hier zunächst einen Fall der ventralen Transplantation, bei welchem eine vollständige Vereinigung der ungleichnamigen Pole der Ganglienketten zweifellos besteht, an der Hand des Tagebuches (Versuch Nr. 243):

Am 25. September 1896 wurde die Operation in der Weise vorgenommen, dass dem Hauptstück nach Anlage einer ventralen Hautmuskelschlauch- und Darmwunde mit Excision eines entsprechenden Stückes des Bauchmarkes und der ventralen Gefäßstämme, das Seitenstück, mit seiner Ventralseite nach vorn orientirt, aufgepfropft wurde. Beide Stücke gehören der Species *Lumbricus rubellus* an.

Am 30. September sind sämtliche Nähte abgestoßen. Die Vereinigung erscheint gut. Der Darm des Seitenstückes ist leer, der des Hauptstückes enthält hinter der Vereinigungsstelle einige Fließpapierballen, während er vor derselben stärker gefüllt erscheint. Das dorsale Blutgefäß des Hauptstückes zeigt normale Pulsation, das des Seitenstückes verliert sich in einem Blutsinus. Die Stellung der Stücke beim Kriechen ist verschieden. Niemals aber behält das Seitenstück seine Lage ventral vom Hauptstück bei, vielmehr dreht sich das Hauptstück in der Gegend der Vereinigungsstelle um 90°, so dass das Seitenstück rechts oder links zu liegen kommt. Der Körper des Seitenstückes selbst muss nun mit seinen lateralen

Partien die Unterlage berühren. Diese der stereotropischen Reizbarkeit des Wurmkörpers widerstrebende Lage wird indessen sofort durch eine Drehung des Seitenstückes um 90° nahe der Vereinigungsstelle derartig berichtigt, dass nunmehr die Ventralseite nach unten gekehrt ist.

Die Lokomotion selbst ist sehr erschwert dadurch, dass die beiden Schwanzstücke sich fast gar nicht an der Bewegung beteiligen. Ihre ersten Segmente werden durch das kräftig vorwärts strebende Kopfstück passiv gedehnt, worauf eine schwache reflektorische Verdickung folgt. Die so ausgelösten Kontraktionswellen beider Schwanzstücke sind schwach und erlöschen bald, ohne deren äußerste Schwanzspitze zu erreichen. Jedenfalls tragen diese schwachen Kontraktionswellen so gut wie gar nichts zur eigentlichen Fortbewegung bei, und die beiden Schwanzstücke werden so unter großer Kraftanstrengung seitens des Kopfstückes von diesem mit fortgezogen.

Bei Reizung des einen oder andern Schwanzstückes reagiert stets nur das direkt gereizte Stück, während der übrige Körper des Versuchstieres in vollkommener Ruhe verharrt.

Am 8. Oktober ist der Darm beider Schwanzstücke mit zahlreichen Fließpapierballen erfüllt, auch sind Fließpapierballen in reichlicher Menge abgesetzt worden. Der Darm ist also nach beiden Richtungen hin funktionsfähig. Die Lokomotion erfolgt noch in derselben Weise, wie am 30. September beschrieben. Reizungsversuche ergeben dasselbe Resultat.

Am 10. November ist eine bedeutende und wichtige Veränderung in der Art und Weise des bisher so sehr erschwerten Kriechens eingetreten. Die Lagerung der Stücke zu einander und zur Unterlage ist noch dieselbe wie am 30. September. Das Seitenstück wird aber nicht mehr nachgezogen, sondern beteiligt sich aktiv an der Fortbewegung, wogegen das Schwanzende des Hauptstückes dieselbe Indifferenz beim Kriechen zeigt, wie bisher. Sehr schön ist zu sehen, wie die Kontraktionswellen des Kopfstückes auf das Seitenstück direkt sich fortsetzen: Die den Körper der ersteren entlang laufende Verdünnungswelle hat noch kaum die Vereinigungsstelle erreicht, so sehen wir auch schon in den ersten Segmenten des Seitenstückes eine kräftige aktive Verdünnung auftreten, als Fortsetzung der aktiven Verdünnungswelle des Kopfstückes; eine ebenfalls vom Kopfstück überspringende aktive Verdickung folgt sofort. Da die Kraftrichtung dieser Verdünnungswelle entsprechend

der Insertion des Seitenstückes am Hauptstück senkrecht auf das letztere einwirkt, so findet mit jeder auf das Seitenstück überspringenden Verdünnungswelle eine nicht unerhebliche passive Ausbiegung des Hauptstückes an der Vereinigungsstelle nach der gesunden Seite hin statt. Gegenüber dieser kräftigen Betheiligung des Seitenstückes an der Lokomotion fällt die Indifferenz des hinteren Körperabschnittes des Hauptstückes um so deutlicher in die Augen. Während die Verdünnungswelle die Vereinigungsstelle passirt und auf das Seitenstück übergeht, bleibt jener hintere Theil des Hauptstückes noch völlig in Ruhe; erst dann, wenn durch die folgende Verdickungswelle des Vorderkörpers ein »Längszug« auf den Schwanzabschnitt ausgeübt wird, tritt eine passive Verdünnung des letzteren ein, die reflektorisch eine aktive Verdickung auslöst. Nicht im entferntesten erreicht aber diese passive Dehnung die Stärke, wie die entsprechende aktive Verdünnung des Seitenstückes. Gerade dieser Befund ist geeignet uns an ein und demselben Individuum die Bedeutung der nervösen Verbindung zweier Theilstücke einerseits, und der Unterbrechung der Nervenkontinuität desselben Thieres andererseits für die Lokomotion deutlich vor Augen zu führen.

Bei Reizversuchen lässt sich Folgendes feststellen: Schwache Reizung des Kopfabchnittes bewirkt eine primäre Zuckung des äußersten Schwanzendes des Seitenstückes im Augenblick der Reizapplikation, während der mittlere Theil der vom Reiz durchlaufenen Strecke des Körpers, sowie der Hinterkörper des Hauptstückes, vollkommen in Ruhe bleibt. Umgekehrt kann man bei Reizung des Seitenstückes eine primäre Zuckung des Kopfabchnittes des Hauptstückes bewirken. Letzterer Versuch ist indessen nicht so klar, weil der Kopfabchnitt des Hauptstückes meist nicht einfach zuckt, sondern sich in toto bewegt und Fluchtbewegungen macht. Starke Reize, sowohl am Kopfe des Hauptstückes, wie auch am Seitenstück applicirt, rufen kräftige Fluchtbewegungen des Seitenstückes nach rückwärts resp. solche des Kopfstückes nach vorwärts hervor. Bei allen diesen Reizversuchen bleibt der Schwanzabschnitt des Hauptstückes in Ruhe, nur bei starken Fluchtbewegungen nach vorwärts zeigt er die oben beschriebene Koordination der Bewegung mit der des Vorderkörpers. Fluchtbewegungen des Seitenstückes nach rückwärts vermögen nicht die geringste Wirkung auf den Schwanzabschnitt des Hauptstückes auszuüben, er wird einfach ohne eine Spur von Bewegung nachgezogen. Reizt man den Schwanzabschnitt des Hauptstückes schwach, so antwortet er durch Zuckung; die

übrigen Theile des Versuchsthieres werden dabei nicht im mindesten in irgend welche Aktion versetzt. Starke Reize rufen schlagende und windende Bewegungen hervor, wodurch sekundär auch andere Körpertheile zu Fluchtbewegungen veranlasst werden können. Am 22. November 1896 wurde das Thier konservirt.

Aus diesen Beobachtungen lässt sich, auch ohne mikroskopische Untersuchung, mit positiver Sicherheit der Schluss ziehen, dass eine nervöse Verbindung zwischen Vorderabschnitt des Hauptstückes und dem Seitenstück besteht, während der hintere Abschnitt des Hauptstückes jeder Nervenverbindung mit dem übrigen Körper entbehrt. Ob auch eine Kommunikation der entsprechenden ventralen Gefäßstämme vorliegt, lässt sich makroskopisch nicht feststellen. Diesen Punkt, sowie die Frage nach der Gestaltung der inneren Organisation dieses interessanten Individuums überhaupt, wird die histologische Untersuchung aufzuklären haben.

Wir haben hier, so weit die vorliegenden Beobachtungen einen Schluss erlauben, den merkwürdigen Fall eines Doppelindividuums, bei welchem zwei wichtige Organsysteme des Vorderkörpers in je zwei verschiedene Hinterkörper sich fortsetzen: das Nervensystem des Vorderkörpers steht mit dem einen, das Blutgefäßsystem (Rückengefäß) mit dem andern Hinterstück in Kommunikation. Der Darm des Vorderkörpers setzt sich in beide Hinterkörper fort.

Nicht unerwähnt bleiben darf die große Übereinstimmung dieses Versuchsthieres mit den doppelschwänzigen Individuen von Podarke obscura, die ANDREWS (3) beschrieben hat. Auf die erwähnten Missbildungen werde ich unten näher einzugehen haben.

Wie bereits oben bemerkt, trennten sich die vereinigten Theilstücke bei ventralen Transplantationen in sehr vielen Fällen. Mehrere der so erlangten freien »Hauptstücke« hielt ich noch einige Zeit mit den noch vereinigten Thieren desselben Versuches zusammen, in der Absicht etwas Näheres über die Heilung der ziemlich großen Wunde zu erfahren. Diese Thiere entsprachen so vollständig den FRIEDLAENDER'schen »Würmern mit Bauchmarklücke«, von denen sie sich nur durch eine größere Wunde des Hautmuskelschlauches und einer Komplikation mit einer Darm- und Gefäßwunde unterscheiden. Die Wunden schlossen sich ausnahmslos in den ersten Tagen, ebenso ging die weitere Verheilung gut von statten. Die Funktion des Darmes stellte sich nach 3—4 Tagen wieder her. FRIEDLAENDER (43) hält dagegen derartige Verwundungen für sehr schwer heilbar. »Unbedingt aber«, sagt dieser Forscher, »muss eine Verletzung des

Darmes vermieden werden; denn nach einigen Erfahrungen bin ich zu der Ansicht gelangt, dass die Verwundung des Darmes kaum jemals, vielleicht auch wirklich niemals zuheilt; ich pflegte die Würmer, bei denen ich den Darm aus Versehen angeschnitten hatte, einfach als misslungen anzusehen, fortzuwerfen oder zu histologischen Untersuchungen zu verwenden.

Da gegenüber der citirten Ansicht FRIEDLAENDER's meine Beobachtungen an solchen Wunden, die bereits mehrere Tage durch Transplantation geschlossen gewesen waren, nicht einwandfrei erschienen, so operirte ich eine Anzahl von neuen Würmern an der Ventralseite in derselben Weise, wie die zu meinen Transplantationsversuchen benutzten Hauptstücke. Aber auch hier ging die Wundheilung in den meisten Fällen gut von statten, ebenso stellte sich die Funktionsfähigkeit des Darmes nach 4—6 Tagen wieder her.

Einmal im Besitz derartig operirter Thiere, nahm ich auch die mir gebotene Gelegenheit wahr, einige der von FRIEDLAENDER im Archiv für die gesammte Physiologie Bd. 58 (43) beschriebenen interessanten Beobachtungen nachzuprüfen. Ich beschränkte mich dabei nicht auf die in der angegebenen Weise für die anzustellenden Versuche ziemlich roh operirten Würmer, vielmehr wurden auch nach den Angaben FRIEDLAENDER's eine Anzahl Thiere präparirt.

Die wesentlichsten Ergebnisse FRIEDLAENDER's, auf die meine Untersuchungen sich beschränkten und die auch besondere Bedeutung für eine Reihe von meinen Transplantationsversuchen besitzen, sind folgende:

Am ruhenden Wurm mit Bauchmarklücke ist nichts Abnormes zu bemerken. Beim Kriechen ist die Koordination der Bewegung nicht gestört. Die bauchmarklosen Segmente treten als Wulst hervor. Ferner »kann man sagen, dass zwar die Verdickungswelle, aber nicht die Verdünnungswelle den bauchmarklosen Abschnitt überspringt«. »Besondere Reize« können die Koordination der Bewegung aufheben. Die »Zuckbewegung« überspringt die bauchmarklose Stelle nicht.

Mit diesen Ergebnissen FRIEDLAENDER's stehen meine Beobachtungen im Allgemeinen völlig in Einklang; nur die Angabe, dass die Verdickungswelle die bauchmarklosen Segmente »überspringe«, kann ich nicht bestätigen. Ich habe diesen Punkt bereits oben (pag. 444) des Näheren erörtert.

Dorsale Transplantation. Wie bereits oben erwähnt, gelingen diese Versuche nicht schwer. Der Darm tritt auch hier nach beiden Schwanzstücken hin in Funktion, wie es oben für die ventralen und seitlichen Pfropfungen angegeben wurde.

Bei der Bewegung wird das dorsale Seitenstück zum Theil nachgezogen, es betheiligt sich nur mit schwachen Kontraktionen an der Fortbewegung und das um so mehr, als es ja mit seiner Vorderpartie vom Hauptstück direkt getragen wird, während es mit seiner hinteren Partie dem letzteren seitlich angelagert ist. Das Hauptstück erscheint an der Vereinigungsstelle nach der Seite, an der das Seitenstück liegt, gedreht. Reizungsversuche ergeben eine völlige nervöse Isolirung des letzteren gegenüber dem Hauptstück.

Nach Ablauf von 3—4 Wochen tritt eine funktionsfähige Kommunikation der Rückengefäße ein, so dass die Blutwelle des Seitenstückes direkt sich in den Vorderkörper des Hauptstückes fortsetzt.

Dorsale Transplantationen mit umgekehrter Orientirung des Seitenstückes wurden nicht ausgeführt.

b. Transplantation eines Kopfstückes (Fig. 17).

Ungleich viel schwerer als die Schwanzpfropfungen sind Transplantationen von Kopfstücken zu bewerkstelligen. Wir stoßen hier auf dieselben Übelstände, wie bei der einfachen Vereinigung von zwei Kopfstücken. Mechanische Zerreißung der Vereinigung durch eine Bewegung nach verschiedenen Richtungen oder Trennung in Folge von Autotomie kommen so häufig vor, dass nur wenige Versuche gelingen. Um ein möglichst gutes Zusammenhalten zu erzielen, wurden die Operationsstellen der Theilstücke in die vordere Körperregion verlegt, wo die Widerstandsfähigkeit des Hautmuskelschlauches am größten ist, und dann sechs bis acht Seidenligaturen angelegt. Die operirten Thiere wurden in feuchter Kammer gehalten. Trotz dieser Vorsichtsmaßregeln konnten Gabelungen in der Sagittalebene überhaupt nicht dargestellt werden; nur bei zwei seitlichen Transplantationen gelang es eine Verwachsung zu erzielen (Versuch Nr. 184; operirt am 25. Juni 1896) (Fig. 17). Bei diesen Thieren handelte es sich um eine Pfropfung des Seitenstückes in normaler Stellung in eine einfache Hautmuskelschlauchwunde, und zwar war die eine Vereinigung homoplastisch (*Lumbricus rubellus*), die andere heteroplastisch (*Lumbricus rubellus* als Hauptstück — *Allolobophora terrestris* als Seitenstück).

Bereits am 30. Juni, also nach 5 Tagen, hatten sich in beiden Fällen sämtliche Nähte abgestoßen.

Was die Bewegung anbetrifft, so versuchten die beiden Kopfstücke andauernd in verschiedenen Richtungen sich von einander zu entfernen (Fig. 17); starke Zerrungen an der Vereinigungsstelle waren dabei unvermeidlich. Meist gelang es indessen dem Hauptstück, als dem stärkeren in seiner Bewegung, das Übergewicht zu gewinnen; das Seitenstück wurde dann, unter fortwährenden seitlichen Fluchtversuchen seinerseits einfach mit fortgezogen, ohne sich indessen in irgend einer Weise an die Bewegung des Hauptstückes anzuschließen. Von einer Koordination der Bewegung bei solchen Versuchsthieren konnte natürlich keine Rede sein. Reizungsversuche zeigten, dass eine nervöse Verbindung beider Stücke in keiner Weise bestand.

Eine Veränderung in dem beschriebenen Verhalten fand auch weiterhin nicht statt.

Die Segmentirung an der Vereinigungsstelle zeigte bei dem einen Thier nach Ablauf von zwei Monaten dieselbe Konfiguration, wie ich sie bereits oben für genaue senkrechte Transplantation von Schwanzstücken beschrieben habe (cf. pag. 515).

Die Lebensdauer der beiden Versuchsthierchen konnte, da Nahrung wegen der fehlenden Darmverbindung nicht gereicht werden durfte, und ferner bei dem nicht sehr günstigen Aufenthalt in der feuchten Kammer nur eine beschränkte sein. Es gelang mir indessen doch das eine Thier bis zum 15. August 1896 (also 51 Tage), das andere bis zum 3. September (also 2 Monate 9 Tage) am Leben zu erhalten. Dann starben beide.

Anhang: Doppelmissbildungen bei Lumbriciden.

Doppelbildungen, wie man sie experimentell durch Pfropfung erzeugen kann und wie sie nicht selten unbeabsichtigter Weise bei bestimmten Vereinigungen auftreten, finden sich auch in der freien Natur, und zwar bei Oligochäten sowohl als auch bei Polychäten. Im Laufe der Zeit ist eine Anzahl von meist gelegentlichen Beobachtungen solcher Missbildungen veröffentlicht worden. Es gehören hierher die Arbeiten und Mittheilungen von BONNET (15), GRUBE (51), ROBERTSON (85), CLAPARÈDE (24), LANGERHANS (64), ZEPPELIN (101), BÜLOW (17), HORST (56), BELL (8), F. SCHMIDT (89), BROOM (14), VEJDOVSKÝ (94), MARSH (72), COLLIN (26), ANDREWS (2, 3), RITTER (84), CORI (28), WILLIAMSON (100).

Im Allgemeinen geht aus diesen Angaben hervor, dass »ge-gabelte« Thiere ziemlich selten vorkommen. Eine Ausnahme scheinen nach einer neueren Arbeit ANDREWS' (3) gewisse Familien der Polychäten zu machen; so fand ANDREWS (3) einmal unter 1500 Exemplaren von *Podarke obscura* 15, ein anderes Mal unter ca. 100 Exemplaren derselben Art sechs Thiere mit Doppelbildung des hintern Körperabschnittes.

Die beiden in derselben Arbeit von ANDREWS beschriebenen Bifurkationen des Hinterendes von *Allolobophora foetida* fanden sich der eine unter 480, der andere unter 560 gesammelten Exemplaren.

Diese letzteren von ANDREWS gemachten Angaben veranlassten mich eine größere Anzahl Exemplare von *Allolobophora foetida*, die in den Komposthaufen des hiesigen botanischen Gartens überaus häufig ist, zu untersuchen. Im Ganzen wurden 2615 Exemplare geprüft. Außer einer unten näher zu beschreibenden Abnormität, fand ich trotz sorgfältiger Besichtigung der Thiere keine Missbildungen. Auch unter den Regenwürmern, die ich im Laufe der letzten 22 Monate für meine Transplantationsversuche sammelte (ich schätze ihre Anzahl auf ca. 8000), habe ich niemals eine Doppelbildung des Körpers in der freien Natur gesehen. Diese negativen Befunde sind geeignet, die Angaben verschiedener Autoren über die Seltenheit der in Frage stehenden Abnormitäten zu bestätigen.

Fast alle in der Litteratur verzeichneten Fälle von Doppelbildung betreffen das hintere Körperende. Über das Vorkommen derartiger Missbildungen am Vorderkörper liegen nur zwei Beobachtungen vor; es sind die von BONNET (15) und LANGERHANS (64). Der Erstere fand, dass bei Regenerationsversuchen mit einem gewissen Süßwasseranneliden neben dem eigentlichen Kopf ein Auswuchs auftrat, welcher eine gewisse Ähnlichkeit in Größe und Gestalt mit dem eigentlichen Kopf zeigte. BONNET fasst diesen Auswuchs als die Anlage eines zweiten Kopfes auf.

Abgesehen von dieser etwas unsicheren Beobachtung theilt uns LANGERHANS einen Fall von doppelter Kopfbildung bei einer Syllide (*Typosyllis variegata* Grube) mit. Der eine Kopf zählt fünf, der andere drei Segmente. Beide sind bedeutend kleiner als das normale Vorderende des Thieres sein würde, zeigen aber im Übrigen die gewöhnliche Beschaffenheit. Der Ösophagus des Stammes steht mit keinem der beiden Köpfe in Verbindung. Aus dieser Thatsache und der Kleinheit der Köpfe kann man den Schluss ziehen, dass die Missbildung durch abnorme Regeneration entstanden ist.

Betrachten wir nun die Fälle mit Duplicität des Hinterendes. Die Theilung des Körpers der Doppelbildungen kann in verschiedenen Ebenen stattfinden. Die größte Mehrzahl der beobachteten Abnormitäten zeigte eine Theilung in der Frontalebene. Theilungen in der Sagittalebene kommen indessen auch vor; unter den von ANDREWS (3) beschriebenen abnormen Exemplaren von *Podarke obscura* zeigte sogar die Mehrzahl diesen Theilungsmodus.

Die Theilungsstelle liegt meist in der hinteren Körperhälfte, seltener weiter nach vorn.

Eine Gleichwerthigkeit der beiden Gabeläste ist weniger oft anzutreffen, großentheils macht der kürzere Schwanz mehr den Eindruck eines seitlichen Auswuchses oder einer Knospe, während der längere Gabelast als Fortsetzung des Vorderkörpers erscheint.

Was den innern Bau anbelangt, so enthalten beide Hinterenden in allen Fällen die für den normalen Wurmkörper typischen Organe. Eine merkwürdige Ausnahme von dieser Regel macht der eine von ANDREWS an *Allolobophora foetida* beobachtete Fall. Es zeigte hier der kleinere als seitliche Knospe erscheinende Schwanz keine Spur von entodermalen Theilen.

Bei den Theilungen des Körpers in der Frontalebene erfahren sämtliche longitudinalen Organe eine vollständige Gabelung in zwei Äste, entsprechend der Theilung des ganzen Körpers. Jedes Hinterende besitzt einen After. (Derselbe fehlt natürlich der oben erwähnten kleinen der entodermalen Theile ermangelnden Schwanzknospe.)

Die Verdoppelungen des Körpers in der Sagittalebene, wie sie von ANDREWS bei *Podarke obscura* beschrieben worden sind, zeigen etwas andere Verhältnisse, die für die Erklärung des Zustandekommens dieser Art von Doppelbildungen von großer Bedeutung sind. Beide Hinterenden enthalten auch hier die sämtlichen typischen Organe, welche mit denjenigen des Vorderendes in Verbindung stehen, mit Ausnahme der Ganglienkeite des dorsal gelegenen Schwanzes. Dieselbe endigt frei in dessen erstem Segment. Die Ganglienkeite des Vorderendes setzt sich also kontinuierlich in den ventral gelegenen Schwanz fort, ohne mit derjenigen des dorsal gelegenen Schwanzes in Verbindung zu stehen.

Über die Art und Weise der Entstehung der in Frage stehenden Abnormitäten sind die Meinungen der verschiedenen Beobachter getheilt.

Einige Autoren sind geneigt die Doppelbildungen für embryonalen Ursprungs zu halten (VEJDOVSKÝ [94], BROOM [14]).

Nach den Untersuchungen von KLEINENBERG (59 a), VEJDOVSKÝ u. A. erleidet die Eizelle der Lumbriciden häufig, bei manchen Arten sogar in der Regel, eine »Doppelfurchung« (VEJDOVSKÝ), wodurch es zur Bildung zweier Individuen kommt, die mit einander ganz oder teilweise vereinigt bleiben resp. verwachsen können und zwar in der verschiedensten Orientierung zu einander. Oft wird dabei eine teilweise Verkümmerung des einen Individuums beobachtet.

VEJDOVSKÝ (94) äußert sich über die Entstehung der Doppelbildungen folgendermaßen: »Meiner Ansicht nach kann man diese ‚doppelschwänzigen‘ erwachsenen Regenwürmer aus den embryonalen Doppelmissbildungen ableiten Allerdings aber muss man annehmen, dass ein Individuum dieses Doppelembryos sehr früh in dem Vorderkörper degenerierte und erscheint daher als ein seitlicher Fortsatz des normal sich entwickelnden Regenwurmes. Ferner muss man annehmen, dass die Doppelembryonen nicht mit den Bauchseiten, sondern seitlich verwachsen.«

ANDREWS (3), COLLIN (26) u. A. suchen die Ursache der Entstehung der Verdoppelungen von Körpertheilen in einer abnormen Regeneration beim erwachsenen Wurm. Nach ANDREWS kommt man bei den oben erwähnten in der Sagittalebene gegabelten Exemplaren von *Podarke obscura* unwillkürlich zu der Annahme, dass früher eine Verbindung des Nervenstumpfes im dorsalen Schwanz mit der Ganglienketten des Vorderendes bestanden habe, eine Annahme, die gestützt wird durch den Umstand, dass der ventrale Schwanz meist ein sehr junges Aussehen hat. »We naturally suppose here, that a wound has healed over in such a fashion that the old nerve-cord does not reunite, but that the distal end remains as an isolated stump while the proximal end growth down into the new terminal that is formed, abnormally in place of the injured tissue or at place of injury to the tissue of the normal terminal.«

Endlich sind die Ansichten von BELL (8), WILLIAMSON (100) u. A. anzuführen. Diese Autoren nehmen auch eine postembryonale Entstehung der Doppelbildungen an, versuchen indess, den ganzen Entstehungsprocess auf eine Art lateraler Knospung (also ungeschlechtliche Fortpflanzung) zurückzuführen, welche der Knospung von *Syllis ramosa* zu vergleichen wäre.

Ich möchte an dieser Stelle auf die oben erwähnte von mir beobachtete Abnormität von *Allolobophora foetida* etwas näher eingehen. Dieselbe stellt zwar keine äußerlich wahrnehmbare Doppelbildung dar, scheint mir aber trotzdem, abgesehen von einem allgemeinen teratologischen Interesse, ein gewisses Licht auf die Art und Weise der Entstehung eines Theiles der Doppelmissbildungen zu werfen.

Die fragliche *Allolobophora foetida* (Fig. 18) ist mittelgroß und besitzt kein Clitellum. Sie wurde als einzige Abnormität unter 2615 Exemplaren derselben Art gefunden. Die ersten 70 Segmente des Wurmes sind vollkommen normal. Die Kontinuität des Körpers ist dann unterbrochen von einer ventral und etwas seitlich gelegenen länglich runden Neubildung von hellerer Farbe. Die letzten 48 Segmente des Thieres sind wieder normal, mit Ausnahme der sechs bis sieben ersten auf die Neubildung folgenden resp. ihr gegenüberliegenden Segmente, die ihres normalen ventralen Theiles in mehr oder weniger großem Umfang beraubt sind und deren laterale Partien in die entsprechenden der Neubildung übergehen. — Der Wurm besteht also aus einem Kopf- und einem Schwanzstück, welche Stücke mit einander durch eine schmale dorsale Partie zusammenhängen; zwischen beide schiebt sich an der Ventralseite die Neubildung derart ein, dass Kopf- und Schwanzstück einen stumpfen Winkel mit einander bilden.

Die Ventralseite der Neubildung zählt 30 schmale Segmente, an welchen die vier Borstenreihen deutlich wahrnehmbar sind. Mit ihrem vorderen Theil geht sie direkt in das mit einem vollständigen Segment endigende Kopfstück über, während ihr hinteres Ende mit einem schmalen freien Rande gegenüber von der Ventralseite des ersten vollständigen Segmentes des Schwanzstückes endigt. Die lateralen Flächen setzen sich, wie oben erwähnt, in die entsprechenden Partien der sechs bis sieben ersten mehr oder weniger vollständigen Segmente des Schwanzstückes fort. Die laterale Partie der Neubildung ist unsegmentirt.

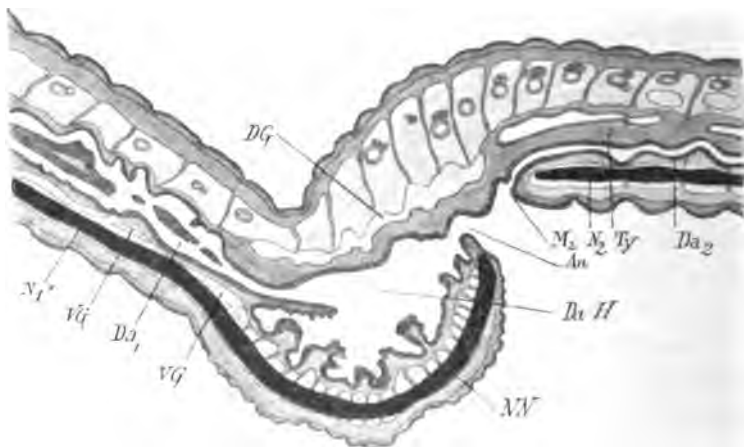
Der freie hintere Rand der Neubildung umgibt eine ziemlich große Öffnung, welche mit dem Darm des Kopfstückes communicirt, wie die häufige Entleerung von Koth aus dieser Öffnung zeigt. Der Darm des Schwanzstückes erscheint leer.

Einen besseren Aufschluss über die Natur und die Bedeutung der Neubildung liefert uns die mikroskopische Untersuchung von Sagittalschnitten (Fig. XIII). Die normalen, alten Gewebe des Wurmes weisen einen den ventralen Theil von sechs bis sieben Segmenten

umfassenden Defekt auf, der in seinem vorderen Theil am größten ist und bis zur dorsalen Wand des Darmes reicht. Kopf- und Schwanzstück stehen also, außer mit dem dorsalen Theil der Körperwand, noch mittels eines Theiles der dorsalen Darmwand, dem über dieser gelegenen Theil der Leibeshöhle, sowie durch das Dorsalgefäß (*DG*) in Verbindung.

Aus den ventralen und seitlichen Partien des bis zur dorsalen Darmwand quer abgetrennten Kopfstückes entspringt die Neubildung

Fig. XIII.



Medianer Sagittalschnitt durch eine Allolobophora foetida mit partieller Doppelbildung des Hinterendes. *Da*₁ Darmlumen des Kopfstückes. *DaH* Darmhöhle, welche von der Neubildung umschlossen wird. *An* After am Hinterende der Neubildung. *Da*₂ Darmlumen des Schwanzstückes. *Ty* Typhlosolis desselben. *M*₂ Mundöffnung des Schwanzstückes. *N*₁ Nervenketten des Kopfstückes, welche sich ununterbrochen in die Neubildung fortsetzt (*NN*). *N*₂ Nervenketten des Schwanzstückes. *DG* Dorsales Blutgefäß, welches Kopf- und Schwanzstück verbindet. *VG* Ventralgefäß des Kopfstückes, welches sich ununterbrochen in die Neubildung fortsetzt (*VG*). — Zeiss Obj. a2, Oc. 2.

und erstreckt sich in Gestalt einer stark gekrümmten Rinne, deren Decke von dem stehen gebliebenen dorsalen Verbindungsstück des Kopf- und Schwanzendes gebildet wird, nach hinten.

Die Rinne umschließt eine weite Höhle (*DaH*), die nach vorn mit dem Darmlumen des Kopfstückes (*Da*₁), nach hinten durch eine ziemlich weite Öffnung (*An*) mit der Außenwelt kommuniziert. Die Höhlung ist mit Darmepithel ausgekleidet; von ihrer Wand ragen zahlreiche unregelmäßig gestaltete Falten in das Lumen herein. Die dorsale Wand der Höhlung, welche wie oben bereits erwähnt, die dorsale Darmwand des unverletzten Wurmes darstellt, entbehrt einer Typhlosolis. Der Darm des Schwanzstückes (*Da*₂) steht mit dem Hohlraum in keiner Verbindung. Das Lumen des ersteren beginnt

mit einer ventral und dem freien Ende der Neubildung gegenüber gelegenen mundähnlichen Öffnung (M_2). Das ventrale Körperepithel des Schwanzstückes geht an dieser Öffnung direkt in das Darmepithel dieses Stückes über. Dorsal von dieser »Mundöffnung« findet sich eine aus Mesenchymzellen bestehende Masse, welche ich geneigt bin als Anlage einer Pharynxmuskulatur zu deuten. Tritt ja diese Muskulatur, wie RIEVEL (83) beobachtete, bei der Regeneration des Vorderdarmes schon auf einem sehr frühen Stadium auf.

In ihrem Bau stimmt die als Wand den mit Darmepithel ausgekleideten Hohlraum begrenzende Neubildung vollständig mit dem Bau der beim normalen Wurm ventral und seitlich vom Darm gelegenen Körperpartie überein.

Die Leibeshöhle der Neubildung steht sowohl mit der Leibeshöhle des Kopfstückes, wie auch mit derjenigen der ersten sechs bis sieben unvollständigen Segmente des Schwanzstückes in Kommunikation. Die innere Anordnung der Dissepimente entspricht vollkommen der äußeren Segmentierung. Die Septen endigen, so weit sie nicht mit dem Dorsalgefäß resp. der dorsalen Darmwand verbunden sind, sämtlich auf der Grenze zwischen ventraler und lateraler Partie mit freiem Rande, resp. gehen unter sich Verbindungen ein. Zwischen die Endigungslinie der Septen der Neubildung und die Reste der alten Segmente bleibt eine natürlich auch äußerlich sichtbare Zone unsegmentierten Gewebes eingeschaltet (Fig. 18). Die Neubildung wahrt also in diesem wichtigen Punkte der Segmentierung vollkommen ihre Selbständigkeit. Exkretionsorgane sind regelmäßig in allen Segmenten der Neubildung nachweisbar.

Die Nervenketten der Neubildung (NN) ist eine unmittelbare Fortsetzung derjenigen des Kopfstückes (N_1). Die segmentalen Ganglien sind gut entwickelt. Das Nervensystem endigt in dem hinteren freien Ende der Neubildung mit einer abgerundeten Spitze.

Mit dem Bauchstrang des Schwanzstückes (N_2) steht sowohl die Nervenketten des Kopfstückes, wie auch die der Neubildung in keinerlei Verbindung. Jener endigt hinter der »Mundöffnung« des Schwanzstückes mit einer rundlichen Anschwellung. Von der Anlage eines Schlundringes ist nichts zu sehen.

Das supra- und infraneurale Blutgefäß der Neubildung sind ebenso, wie die Nervenketten, Fortsetzungen der entsprechenden Gefäße des Kopfstückes. Auch die ventralen Gefäßstämme enden blind am hinteren Ende der Neubildung (VG).

Wie bereits erwähnt, steht das Dorsalgefäß (DG) des Kopf-

stückes in ununterbrochener Verbindung mit dem des Schwanzstückes.

Betrachten wir nunmehr die wahrscheinliche Art und Weise der Entstehung dieser Missbildung und ihre Bedeutung für die Erklärung der Doppelbildungen.

Die helle Farbe der Neubildung, ihre schmalen, zarten Segmente, sowie der mikroskopische Befund stellen es außer allen Zweifel, dass die vorstehend beschriebene Abnormität im postembryonalen Leben, und zwar in Folge einer Verletzung entstanden ist.

Nun pflegen Verwundungen von dem Umfang, wie wir ihn für den vorliegenden Fall durch die mikroskopische Untersuchung festgestellt haben, dem gewöhnlichen Heilungsprocess anheimzufallen (falls nicht einfach das Hinterstück abgeworfen wird), und so liegt auch hier der Gedanke nahe, die Neubildung als das Produkt eines Wundheilungsvorganges aufzufassen. Dies kann aber nicht geschehen; denn 1) verkleinert sich jede Wunde durch Retraktion ihrer Ränder, während hier das neugebildete Gewebe die Wundränder derartig aus einander drängte, dass der Wurmkörper nunmehr die Form eines Winkels zeigt, und 2) wenn es im Verlaufe der Wundheilung zur Segmentirung des neugebildeten Narbengewebes kommt, so geht dieselbe stets von den stehengebliebenen Resten der alten Segmente aus; die Zahl und Größe der neugebildeten Segmente entsprechen so genau der Zahl und Größe der zerstörten Metameren. Im vorliegenden Falle finden wir dagegen an dem neugebildeten Gewebe ca. die sechsfache Anzahl von Segmenten, die bedeutend kleiner erscheinen als die normalen Segmente des Wurmes; ferner ist das segmentirte neugebildete Gewebe durch eine unsegmentirte Partie von dem alten Gewebe getrennt.

Wir kommen also nothgedrungen zu dem Schluss, dass die Neubildung nicht das Produkt eines einfachen Wundheilungsprocesses ist, sondern eine Regeneration darstellt, und zwar eine Regeneration, bei welcher es zur theilweisen Doppelbildung eines Körpertheiles (des Schwanzes) gekommen ist.

Man könnte geltend machen, dass von einer derartigen Doppelbildung nur dann die Rede sein könnte, wenn der betr. Körpertheil wirklich in der Zweizahl deutlich vorhanden wäre, und dass dieses Postulat nothwendiger Weise für jeden der beiden Körpertheile ein freies Ende bedinge, welches bei der vorliegenden Neubildung nicht nachweisbar sei. Wie oben gezeigt wurde, ist eine als After fungierende Öffnung am hinteren Ende der Neubildung, also das Hauptmerkmal des freien Schwanzendes, vorhanden. Dass die Neubildung

nicht mehr den Charakter eines freien Schwanzendes trägt, sondern nur den ventralen Theil eines solchen darstellt, ist bedingt durch die Art der ursprünglichen Verwundung und der dieser entsprechenden Regeneration. Wir wollen die beiden letztgenannten Momente desshalb etwas näher ins Auge fassen.

Wie durch die histologische Untersuchung festgestellt wurde, lag ursprünglich ein Defekt des Körpers vor, der die ventralen und seitlichen Partien mehrerer Segmente bis zur dorsalen Wand des Darmes exklusive umfasste, und zwar so, dass das Kopfstück in der Querriechung, das Schwanzstück aber in einer schrägen Richtung durch mehrere Segmente hindurch abgeschnitten wurde. In Folge dieser Form der Wunde war besonders der Vorderkörper zu einer Regeneration geeignet, zumal auch eine Schwanzregeneration leichter zu bewerkstelligen ist, als eine solche des Kopfes.

Das freiliegende Gewebe des Kopfstückes hatte die Form des Querschnittes einer Rinne, wobei der Darm als das Lumen der Rinne sich darstellt. Trat nun von einer derartig gestalteten Wundfläche überhaupt eine Regeneration ein, so konnte das Produkt dieser Regeneration nur die Gewebe und Organe der Wundfläche enthalten, während die übrigen Organe, in festem Gewebsverband eingeschlossen, sich nicht an der Proliferation betheiligen konnten. Also, um es noch einmal auszusprechen, es konnte nur ein Regenerat entstehen, welches seinem Mutterboden in Bezug auf die Form (Rinnenform) und die Qualität der Gewebe vollständig entsprach. Zieht man nun ferner in Betracht, dass von der übrigen Wundfläche, besonders deren Rändern aus, eine normale Wundheilung sich vollzog, und dass so durch das entstehende Granulationsgewebe die freien Ränder der Rinne mit den lateralen Wundrändern vereinigt wurden, so erscheint es plausibel, dass unter den gegebenen Verhältnissen kein anderes Gebilde zu Stande kommen konnte, als das beschriebene, d. h. eine partielle Doppelbildung des Schwanzstückes. Hätte die ursprüngliche Wunde den Körper bis auf die dorsale Körperwand durchschnitten, so wäre es zweifellos zu einer Regeneration seitens der sämtlichen Organe der Wundfläche des Kopfstückes gekommen, und ein freies, vollständiges Schwanzstück wie bei den von ANDREWS beschriebenen Verdoppelungen bei *Podarke obscura*, wäre gebildet worden, während hier nur die ventrale Partie eines solchen entstehen konnte, die aber ihren Charakter als Doppelbildung darin bewahrt, dass sie einen funktionsfähigen After und eine selbständige Segmentirung besitzt.

Die Bezeichnung »partielle Doppelbildung« für diesen Fall dürfte wohl kurz ihren Habitus am besten kennzeichnen.

Einen das Interesse noch mehr in Anspruch nehmenden seltenen Fall von Doppelbildung erhielt ich Ende des Jahres 1896. Es handelte sich um einen Wurm mit zwei Vorderenden, deren Entstehung auf dem Wege abnormer Regeneration erfolgte. Wie bereits oben erwähnt, findet sich, so viel mir wenigstens bekannt ist, in der Litteratur außer einer kurzen Notiz LANGERHANS' (64) über eine doppelköpfige Syllide (*Typosyllis variegata* Gr.) (cf. pag. 524) kein derartiger Fall beschrieben, eine Thatsache, aus der hervorgeht, dass die Doppelbildung des Kopfes im Vergleich zu derjenigen des Hinterendes eine große Seltenheit darstellt. Für die Lumbriciden ist der hier zu beschreibende Fall meines Wissens der erste.

Am 21. September 1896 hatte ich bei einer Anzahl von Würmern die ersten 15—16 Segmente entfernt, um die Regeneration des Vorderendes mit besonderer Rücksicht auf die eventuelle Neubildung der Genitalorgane zu studiren. Die Thiere wurden je zu vierein in der gewöhnlichen Weise in Glasgefäßen mit Fließpapier gehalten. Am 23. September zeigte sich bei sämtlichen Thieren des Gefäßes Nr. 7 dieser Versuchsreihe (auch bei mehreren anderen) starker Vorfall der Eingeweide aus der Wunde. Die vorstehenden Theile wurden mittels der Schere abgeschnitten. Bei zwei Thieren desselben Gefäßes war es bis zum 26. September zu einem neuen Vorfall der Eingeweide gekommen, der wiederum entfernt wurde, wobei eine ziemlich starke Blutung eintrat. Nach Verlauf von etwa 10 Tagen hatte sich die Wunde geschlossen¹⁾. Bis zum 25. November ergab die Untersuchung nichts Neues. An dem genannten Tage bemerkte ich bei zwei Thieren des Gefäßes Nr. 7 die erste Anlage eines Kopfregenerates, Einzelheiten waren noch nicht zu

¹⁾ Der Verschluss von Querschnitten geschieht stets in einer typischen Art und Weise. In Folge des Zurücktretens der Eingeweide und der Retraktion der Wundränder nähern sich die lateralen Ränder des ersten Segmentes, während die dorsalen und ventralen Partien desselben unverändert ihre Lage beibehalten. Die Wunde wird so zu einem dorsoventralen Spalt. Schließlich lagern sich die lateralen Partien des betr. ersten Segmentes vollständig an einander, und die Wunde ist vollständig geschlossen, nur eine dorsoventrale Linie bleibt sichtbar. Natürlich betheiligen sich auch die lateralen Partien des zweitnächsten Segmentes an dem Wundverschluss. Der Körper des Wurmes erscheint so nach der ehemaligen Querschnittsfläche hin etwas seitlich abgeplattet.

unterscheiden. Bei dem einen Thier entwickelte sich im Verlaufe der nächsten Wochen ein ziemlich normales Kopfregenerat von einigen Segmenten, während bei dem anderen die Neubildung an ihrer Spitze einen Doppelhöcker aufwies, der bei näherer Untersuchung sich als die Anlage von zwei Köpfen herausstellte.

Das betr. Thier ist eine mittelgroße *Allolobophora terrestris* ohne Clitellum. Abgesehen von dem Regenerat sind Abnormitäten an dem Thiere nicht zu bemerken.

Das erste Segment, also das 16. des normalen Wurmes, entbehrt in Folge etwas schiefer Schnittführung bei der Operation seiner ventralen Hälfte. Aus diesem Defekt erhebt sich die Neubildung (Fig. 19a). Dieselbe liegt also an der Ventralseite und bedeckt nur die ventrale Hälfte der ursprünglichen Wundfläche, während die dorsale Hälfte der letzteren frei ist und den typischen Wundverschluss zeigt. Die Betrachtung des Thieres von der Ventralseite (Fig. 19b) zeigt, dass das Regenerat nicht genau in der Verlängerung der ventralen Medianlinie liegt, sondern es erscheint etwas nach links verschoben.

Die Neubildung besteht aus einem ungetheilten Basalstück von zwei resp. drei Segmenten, welches zwei kurze kegelförmige, in der Frontalebene neben einander liegende Vorderenden trägt. Dieselben zeigen einen Divergenzwinkel von ca. 90°. Der linksseitig gelegene Kopf erscheint etwas größer. Beide Köpfe tragen nahe ihrer abgerundeten Spitze lateral und etwas ventral gelegen je eine Mundöffnung in Form einer Spalte.

Die Neubildung ist deutlich segmentirt, zeigt indessen in der Anordnung der Segmente mehrfache in »compound metameres« bestehende Anomalien. An der Ventralseite zählt der größere, links gelegene Kopf (incl. Basalstück) sechs, auf der Dorsalseite acht Segmente. Der rechts gelegene, kleinere Kopf zählt (mit dem Basalstück) auf der Ventralseite sieben, auf der Dorsalseite acht Segmente. Borsten konnten an der Neubildung nicht nachgewiesen werden. Der Darm erscheint leer.

Bezüglich der Bewegung des Thieres konnte ich Folgendes feststellen. Die Kontraktionswellen setzen an der Spitze der Vorderenden ein und laufen kontinuierlich den ganzen Körper entlang. Der Impuls zur Vorwärtsbewegung geht stets von den Vorderenden aus; die Lokomotion selbst aber wird hauptsächlich vom alten Wurmkörper geleistet. Das Regenerat wird, da seine Kontraktionen im Vergleich zu denjenigen des übrigen Körpers zu wenig ausgiebig

sind, von letzterem einfach fortgeschoben. Ich habe mich bemüht den Antheil der einzelnen Köpfe an der Bewegung und den Einfluss derselben auf die Bewegungsrichtung genauer festzustellen, stieß aber bei der Kleinheit und der minimalen Länge der Köpfe auf große Schwierigkeiten. Es wollte mir scheinen, als ob der größere linksseitig gelegene Kopf einen größeren Einfluss bei der Bewegung entfalte. Genauer ließ sich jedoch nicht feststellen. Reizversuche ergaben, dass beide Köpfe mit dem alten Körper in nervöser Kommunikation stehen mussten. Sowohl bei der Berührung des einen, wie auch des andern Kopfes erhielt ich eine deutliche Zuckung des äußersten Schwanzendes. Bei der Umkehrung des Versuches schienen beide Köpfe zugleich zu reagiren. Nicht aber konnte ich eine direkte Reizleitung zwischen beiden Köpfen konstatiren. Bei der weiteren Beobachtung konnten neue Thatsachen nicht konstatirt werden, so dass sich am 11. März im Wesentlichen derselbe Befund ergab.

Die Größenzunahme der Neubildung war so gering, dass ein merklicher Fortschritt in dieser Beziehung nicht zu verzeichnen war. Eine weitere Neubildung von Segmenten hatte nicht stattgefunden. Der Darm war noch leer, Nahrung konnte also noch nicht aufgenommen werden.

Aus äußeren Gründen musste ich am 11. März das vollkommen lebensfrische Thier abtöden. Alter also 5 Monate 18 Tage.

Die vorstehenden Daten, sowie die beiden Zeichnungen (Fig. 19a und b) wurden den 19. Januar 1897 am lebenden Thier aufgenommen.

Zur mikroskopischen Untersuchung wurde das Objekt in eine ununterbrochene Serie von Frontalschnitten zerlegt.

Mikroskopischer Befund (Textfig. XIV—XVIII). Das Regenerat bildet in allen seinen wesentlichen Organen eine Fortsetzung derjenigen des alten Wurmkörpers.

Das Epithel ist sehr zellenreich und etwas niedriger als das des alten Körpers, auch zeigt es noch nicht die endgültige Differenzirung des letzteren.

Die Muskulatur zeigt noch keine scharfe Trennung in Längs- und Ringmuskelschicht, auch ist sie gegen das die Leibeshöhle erfüllende Mesenchymgewebe nicht scharf abgesetzt.

Die Leibeshöhle ist fast vollständig mit Mesenchymgewebe (Fig. XIV Mes) ausgefüllt, in welches die Organe eingebettet liegen. Die Anordnung des Mesenchyms ist unregelmäßig. Dissepimente,

sowie Segmentalorgane sind schwer, stellenweise überhaupt nicht nachweisbar.

Darm. Das weite Lumen des Darmes des alten Wurmkörpers endigt auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe. In seinem dorsalen Theil, welcher über der Neubildung liegt, ist er nach vorn zu natürlich vollständig blind geschlossen. Der ventrale Theil des Darmes bildet dagegen ein sich weit bis in die Neubildung erstreckendes Divertikel mit verhältnismäßig engem Lumen (Fig. XVIII *D₁*). Dieses Divertikel zieht sich zunächst ziemlich weit (bis etwa zu dem Oberschlundganglion des größeren Kopfes) gerade und parallel mit der Längsachse nach vorn (Fig. XVIII *D₁*), um dann sich ventralwärts zu wenden und dort blind zu enden (Fig. XVII, XVI, XV *D₁*). In Fig. XVII ist der Übergang des geraden Theiles des Divertikels in den nach der Ventralseite sich wendenden Theil zu sehen. Mit dem geraden Theil des Divertikels steht die Mundöffnung des größeren links (auf den Fig. XIV—XVIII rechts) gelegenen Kopfes durch einen engen vielfach sich windenden Kanal (Ösophagus) in Verbindung. Auf den Textfiguren ist derselbe in seiner ganzen Länge nicht zu erkennen, man sieht ihn meist nur angeschnitten (Fig. XIV—XVIII *Oes₁*). In Fig. XVI sieht man einen Theil des Ösophagus zwischen den Schlundkommissuren hindurchziehen. In Fig. XVIII *Oes₁* erkennt man seine Mündung am Grunde des Divertikels. Die Mundöffnung des kleinen rechtsseitigen (in den Textfiguren linksseitigen) Kopfes (Fig. XV—XVII *O₂*) steht in keiner Kommunikation mit dem Darm; sie stellt eine einfache tiefe Ektoderm-einstülpung dar (Fig. XVI *O₂*), deren tiefste Stelle in beträchtlicher Entfernung von dem Darmdivertikel bleibt.

Man könnte den Einwand erheben, dass es sich hier um keinen echten Mund handele, sondern dass diese Einstülpung nur eine abnorm tiefe Ektodermfalte ohne besondere Bedeutung sei. Gegen diese Ansicht sprechen aber verschiedene wichtige Punkte.

1) Die Einstülpung findet sich an einem freien mehrere Segmente zählenden Vorderende, und zwar an der Stelle, an der normaler Weise der Mund seine Lage hat. 2) Die Einstülpung hat eine solche Tiefe, wie sie einfachen Falten oder Segmentgrenzen wohl niemals zukommt. 3) Das Verhalten des Nervensystems spricht dafür, dass es sich um die Anlage eines Schlundes handelt. Wir finden zwar, wie wir weiter sehen werden, keinen Schlundring, indessen aber einen dem in Frage stehenden Kopfe zukommenden selbständigen Theil des

Fig. XIV.

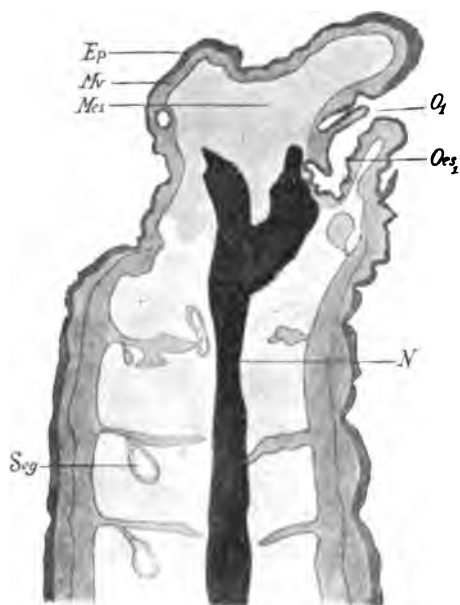


Fig. XV.

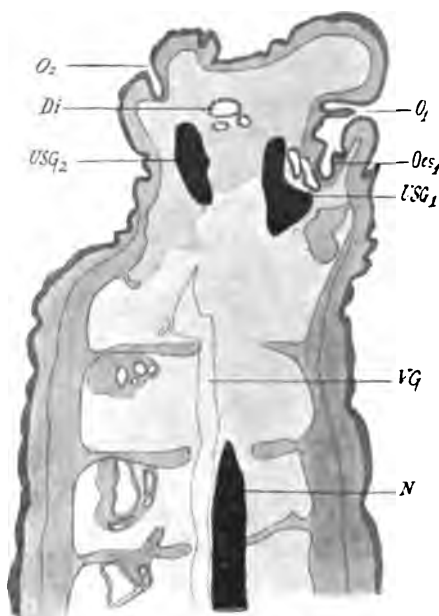


Fig. XVI.

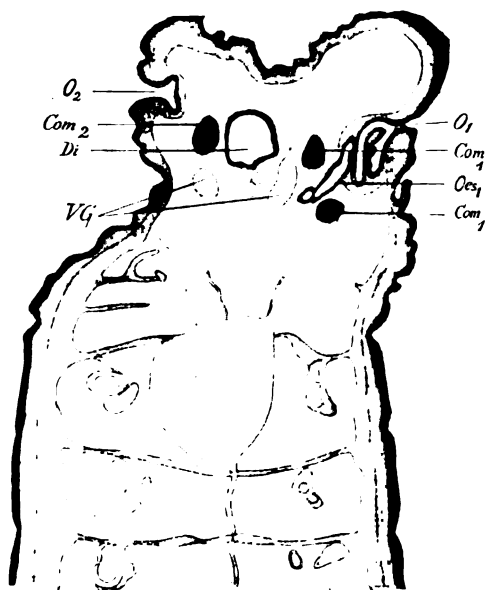


Fig. XVII.

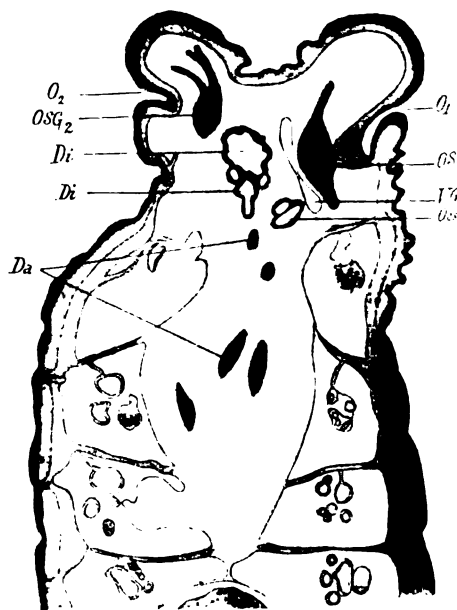


Fig. XVIII.



Fig. XIV—XVIII. Sämmtliche Figuren gehören einer Frontalschnittserie durch eine doppelköpfige *Allolobophora terrestris* an. Die gezeichneten Schnitte sind so geordnet, dass sie successive von der Ventral- nach der Dorsalseite hin fortschreiten. In den Figuren bedeuten: *Ep* Körperepithel. *M* Muskulatur. *Mes* Mesenchym. *Seg* Segmentalorgane. *N* Nervenketten. *USG1* Unterschlundganglion des größeren, *USG2* Unterschlundganglion des kleineren Kopfes. *Com1*, *Com2* Schlundkommissuren des größeren Kopfes. *Com2* Schlundkommissur des kleineren Kopfes. *OSG1* Oberschlundganglion des größeren, *OSG2* Oberschlundganglion des kleineren Kopfes. *O1* Mund des größeren, *O2* Mund des kleineren Kopfes. *Oes1* Ösophagus des größeren Kopfes. *Da* Darm. *Di* Darmdivertikel. *VG* Ventralgefäß, welches übergeht in einen Blutsinus (*Sin*). — Zeiss Obj. as, Oc. 2.

Nervensystems, an dem Unter- und Oberschlundganglion und eine beide verbindende Kommissur zu erkennen sind. Wir haben es also hier zweifellos mit einem durch Regeneration entstandenen ektodermalen Stomodäum zu thun, welches mit dem Mitteldarm in Verbindung zu treten keine Gelegenheit hatte. Auch bezüglich des Stomodäums des anderen größeren Kopfes hat es den Anschein, als ob dasselbe ektodermaler Natur sei (ohne dieser Vermuthung eine besondere Bedeutung beizulegen); denn abgesehen von der sehr weiten in ihren ventralen Theilen trichterförmigen Mundöffnung und der Ähnlichkeit des Ösophagusepithels mit dem Ektoderm, ist es auffällig, dass der Mitteldarm des alten Wurmkörpers ein Divertikel vorschickt, während der Ösophagus sich ziemlich am Grunde des Divertikels mit dem Mitteldarm verbindet. Die oben

angeführten Thatsachen und Vermuthungen sind mit den Befunden RIEVEL's (83) über die Regeneration des Vorderdarmes schwer in Einklang zu bringen, andererseits nimmt v. WAGNER (98a) für *Lumbriculus* neuerdings wieder an, dass die Anlage des Vorderdarmes bei der Regeneration vom Ektoderm aus erfolgen soll. Übrigens liegt es mir fern, aus diesem besonderen Falle einen allgemeinen Schluss ziehen zu wollen.

Nervensystem. Der Bauchstrang des alten Wurmkörpers wendet sich an der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe etwas nach links (entsprechend der überhaupt etwas nach links verschobenen Lage des gesamten Regenerates) und schwillt hier zu einer unregelmäßig gestalteten umfangreichen Verdickung an, die in ihrem ventralen Theil mehr kompakt ist und weiter dorsalwärts sich in zwei dicke Äste spaltet (Fig. XIV N). Jeder der beiden Äste geht unmittelbar über in das Unterschlundganglion des betr. Kopfes, resp. stellt selbst zum Theil das Unterschlundganglion des betr. Kopfes dar (Fig. XIV, XV). So weit ist das Verhalten des Nervensystems in beiden Vorderenden das gleiche. In dem größeren linksseitigen Kopf gehen aus dem Unterschlundganglion zwei zu beiden Seiten des Schlundes gelegene Schlundkommissuren hervor (Fig. XVI *Com*₁ *Com*₁), die sich dorsalwärts in einem umfangreichen Oberschlundganglion zum Schlundring schließen (Fig. XVII *OSG*₁). Der vollständige Schlundring gestattet dem Ösophagus den Durchtritt (Fig. XVI). Zu bemerken ist noch, dass die nach vorn zu gelegene Kommissur in ihrer ventralen Hälfte arm an Ganglienzellen ist. Die Verhältnisse entsprechen also hier fast vollkommen den normalen. Anders bei dem kleinen in den Figuren linksseitigen Kopf. Von dem Unterschlundganglion gehen nicht zwei Schlundkommissuren aus, sondern nur deren eine, wenn ich sie so nennen darf. Das Unterschlundganglion (Fig. XV *USG*₂) nimmt dorsalwärts immer mehr an Umfang ab und zieht sich in einen dorsalwärts verlaufenden nervösen Strang aus, dessen Querschnitt nur um ein Weniges größer erscheint als derjenige von einer Schlundkommissur des anderen Kopfes (Fig. XVI *Com*₂). Dieser nervöse Strang findet dorsalwärts sein Ende in einem umfangreicheren Knoten, der als Oberschlundganglion zu betrachten ist (Fig. XVII und XVIII *OSG*₂). Er liegt in derselben Höhe mit dem Oberschlundganglion des anderen Kopfes und entsendet nach vorn zu mehrere Nervenstämmen (Fig. XVII). Wie bereits oben geschildert wurde, besitzt der hier in Frage stehende Kopf keinen mit dem Darm kommunizierenden

Oesophagus, der letztere endet vielmehr noch in einer ziemlichen Entfernung vor dem Nervensystem. Es liegt nahe, den Mangel eines vollständigen Schlundringes in Verbindung zu bringen mit dem Fehlen eines durch ihn hindurchtretenden Schlundes. Die eine vorhandene Kommissur wäre, da sie einen etwas größeren Umfang hat als eine einzelne Kommissur des anderen Kopfes, aufzufassen als eine Verschmelzung der beiden den Schlundring bildenden Kommissuren. Jedenfalls steht es, wie aus dem Vorstehenden erhellt, außer allem Zweifel, dass der fragliche Kopf einen eigenen Nervenapparat besitzt, der seiner Qualität nach vollständig den normalen Verhältnissen entspricht.

Gefäßsystem. Das infraneurale Gefäß endigt blind auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe.

Das supraneurale Gefäß (Fig. XV *VG*) theilt sich beim Übergang in das junge Gewebe in zwei Äste, welche nach der Schlundkommissur des kleinen (in den Figuren linksseitigen) Kopfes resp. nach der vorderen Schlundkommissur des größeren Kopfes sich hinziehen (Fig. XVI *VG*). Während der rechte (in der Figur linke) Ast bald blind endigt, erstreckt sich der linke Ast zwischen dem nach ventralwärts verlaufenden Darmdivertikel und der vorderen Schlundkommissur des linken Kopfes hindurch (Fig. XVII *VG*), um dann in einen weiten auf der Grenze beider Köpfe liegenden Blut sinus überzugehen. Letzterer lässt sich dorsalwärts weiter verfolgen und steht über dem Darm mit dem Dorsalgefäß in Verbindung (Fig. XVIII *Sin*).

Die Entwicklung der Doppelbildung erfolgte, wie sich aus der vorstehenden Darstellung ergibt, auf dem Wege abnormer Regeneration; aber wie? — Warum bildete nur dieses eine Thier zwei Vorderenden und nicht auch die in genau gleicher Weise behandelten anderen Versuchsthiere? — Ich habe mich vergebens bemüht auf dem Wege der histologischen Untersuchung Klarheit über diese wichtige Frage zu erlangen. Es will mir fast scheinen, als ob auch hier das Nervensystem eine wichtige Rolle gespielt hätte, wofür auch die Thatsache spricht, dass die Neubildung nur auf die ventrale Partie der ehemaligen Querswunde sich erstreckt, die anfänglich genau denselben typischen Wundverschluss zeigte, wie die dorsale Wundhälfte. Wie oben aus einander gesetzt wurde, bildet der Bauchstrang des alten Wurmkörpers an der Grenze von altem und neuem Gewebe eine ziemlich umfangreiche gangliöse Anschwellung, aus welcher die Unterschlundganglien der beiden Köpfe hervorgehen. Man könnte sich vorstellen, dass vielleicht als eine Art von Hemmungsbildung

zuerst jene umfangreiche gangliöse Anschwellung entstand, welche, selbst eine abnorme Bildung, den Ausgangspunkt für eine abnorme doppelte Nervenregeneration darstellte. Diese nervöse Doppelbildung würde dann die Entwicklung der Doppelbildung überhaupt im Gefolge gehabt haben. Bei diesen Erörterungen ist der weiter oben angenommene bestimmende Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration als gegeben vorausgesetzt (cf. pag. 466—467).

Zum Schluss dieses Kapitels noch einige allgemeine Erörterungen über die Entstehung der Doppelbildungen überhaupt.

Durch die Untersuchungen von VEJDOVSKÝ [94] ist die Möglichkeit der Entstehung von Doppelbildungen durch den vielfach eigenthümlichen Verlauf der ersten Embryonalentwicklung dargethan worden. Es können, wie aus der Darstellung des genannten Autors hervorgeht, die verschiedensten Formen von embryonalen Doppelbildungen auf diese Weise zu Stande kommen. Theoretisch ist auf diesem Wege die Möglichkeit der Entstehung aller nur denkbaren Doppelformen gegeben. Dass eine Anzahl der in der Litteratur beschriebenen Fälle von Doppelbildung embryonalen Ursprungs ist, erscheint mir zweifellos; nicht aber alle Doppelformen können auf diese Weise entstanden sein (wie VEJDOVSKÝ [94]) geneigt ist anzunehmen).

Sehr viele, wenn nicht die meisten, Doppelbildungen dürften vielmehr ihre Entstehung einer postembryonalen abnormen Regeneration verdanken. Ich möchte auch hier noch einmal an die bereits oben erwähnten Ansichten von COLLIN (26) und ANDREWS (3) erinnern, die die Entstehung sämtlicher Doppelbildungen auf abnorme Regeneration zurückführen. Damit eine solche zur Entstehung einer Doppelbildung führende Regeneration eintreten kann, ist das Vorhandensein einer Verletzung (Querwunde) des betr. Individuums erforderlich. Diese Verletzung kann den Körper des Wurmes entweder vollständig oder nur zum Theil durchtrennen. Im ersteren Falle sind die entstehenden Verdoppelungen eines Körperendes stets dem Alter nach gleichwerthig, d. h. sie bestehen beide aus neugebildetem Gewebe. Was den zweiten Fall anbelangt, so kann eine Doppelbildung dadurch zu Stande kommen, dass die querdurchschnittenen, freiliegenden Gewebe ein Regenerat bilden, welches je nach der Tiefe der Wunde einen mehr oder

weniger vollständigen Wurmkörper darstellt, während zugleich das betr. alte Körperende erhalten bleibt. So bilden sich Würmer mit zwei Enden des betr. Körpertheils, von denen das eine aus altem, das andere aus jungem Gewebe besteht.

Diese beiden vorstehend erörterten Möglichkeiten finden in den oben von mir beschriebenen Fällen von Doppelbildung eine Illustration. In beiden Fällen handelt es sich, wie ich noch einmal betonen möchte, um Doppelbildungen, die höchst wahrscheinlicher Weise auf dem Wege postembryonaler abnormer Regeneration entstanden sind.

4. Parallelvereinigung zweier Individuen (Morren'scher Versuch).

(Fig. 20.)

Die Versuche dieses Abschnittes besitzen eine besondere, ja historische Bedeutung für die Lehre von der Transplantation überhaupt und für die Pfropfung bei Regenwürmern im Besonderen. Im Jahre 1829 versuchte C. F. A. MORREN die Darstellung von Difformitäten (*experimenta eo scopo instituta, ut quandam difformitatem producerem*) bei Regenwürmern durch Parallelvereinigung zweier Thiere. MORREN beschreibt in seinem umfangreichen Werke: *De historia naturali Lumbrici terrestris*, Gandavi 1829, nachdem er über die Regeneration der Regenwürmer ausführlich gehandelt hat, seine diesbezüglichen Versuche wie folgt:

»Duobus Lumbricis a latere apertis, intuli incisionem longitudinalem a papillis usque prope tertiam posteriorem corporis partem. Dein uno alteri applicato ipsos simul ligabam, lateribus incisionum inter se tangentibus, sine ulla tamen laesione organorum internorum. In vase argillaceo positos, per aliquos dies morari sinebam. Sic 20 paria praeparaveram, et 4 paria inter haec optatis responderunt. Tribus hebdomadibus post operationem, hi Lumbrici fortiter inter se adhaerebant; filum quo obstringebantur mucro obducebatur; hoc rejeci. Nihil singularius est quam duos Lumbricos, ut ita dicam consutos, motus varios instituentes videre, quia voluntas in utrisque raro congruit; ideoque ultra modum excitari non debent, ne nimia vi motuum lacerentur.

Ex hoc experimento patet quam aptae sint Annelides ad vim reproductivam, et quanta celeritate carnum formatio apud illos locum habet.«

Wir entnehmen aus dieser Darstellung, dass MORREN wirkliche Transplantationsversuche mit Regenwürmern angestellt hat, und zwar

unter Anwendung desselben chirurgischen Hilfsmittels (der Naht), wie wir es heute gebrauchen. Seine Versuche beschränkten sich indessen auf die Darstellung einer einzigen »Difformität«, die durch die Bezeichnung »Parallelvereinigung« wohl am besten charakterisirt ist; denn die beiden vereinigten Thiere werden durch die Transplantation im Allgemeinen stets eine parallele Lage einzunehmen haben.

Der Erfolg, den MORREN bei seinen durchaus nicht leichten Versuchen hatte, ist ein verhältnismäßig sehr guter (von 20 operirten Thieren gelangen 4).

Zu meinen eigenen Versuchen übergehend, muss ich zunächst bemerken, dass mir das Werk MORREN's erst im Sommer 1896 bekannt wurde, nachdem ich bereits ein volles Jahr über die Transplantation bei Regenwürmern gearbeitet hatte. Auch die »Parallelvereinigungen«, die ich dem Autor, der als erster die Transplantation bei Regenwürmern versuchte, zu Ehren als »MORREN'schen Versuch« bezeichnet habe, wurden von mir bereits ausgeführt, bevor ich die Arbeit MORREN's kannte.

Dauernde Parallelvereinigungen sind nicht leicht zu erhalten. Eine Verwachsung so großer Wundflächen, wie sie MORREN angibt, gelang mir überhaupt nicht; ich sah mich daher genöthigt, die Größe der zu vereinigenden Wundflächen zu beschränken. Als Operationsstelle wählte ich die Gegend zwischen Genitalorganen und dem Clitellum, wo ich an beiden Thieren mit der Schere einen geraden, lateralen Schnitt, ohne Verletzung innerer Organe durch 10—15 Segmente hindurch anlegte. Nachdem die Wundränder etwas aus einander gezogen worden waren, vereinigte ich die einander entsprechenden durch 8—10 Nähte. Die Thiere wurden nach der Operation in feuchter Kammer gehalten. In den meisten Fällen trennten sich die Vereinigungen innerhalb der ersten Tage, oder die einzelnen Thiere fingen an vom aboralen Ende aus abzusterben, häufig unter mehrfacher Abschnürung von Segmenten. In den letztgenannten Fällen handelte es sich höchstwahrscheinlich um eine Infektion von der umfangreichen nicht vollkommen geschlossenen Wunde aus. Von 29 Operationen missglückten so fast alle, nur bei einem Thier konnte ich ein vollständiges, bei einem anderen ein theilweises Gelingen der Transplantation konstatiren.

Betrachten wir hier den erstgenannten Fall, Versuch Nr. 269 (Fig. 20). Am 16. Oktober 1896 wurden zwei mittelgroße Exemplare von *Allolobophora terrestris* in der beschriebenen Weise vereinigt;

die Operationsstelle liegt hinter dem Muskelmagen und umfasst 12—14 Segmente.

Bis zum 19. November verblieb das Thier in der feuchten Kammer (die Nähte hatten sich zu dieser Zeit erst zum Theil abgestoßen), dann wurde es weiterhin in Fließpapier gehalten. Bezüglich der Nahrungsaufnahme, der Funktion des Darmes, des Gefäß- und Nervensystems zeigte jedes der vereinigten Thiere durchaus normale Verhältnisse. — Bei der Bewegung krochen die beiden verbundenen Thiere meist parallel gelagert vorwärts. Die Verdünnungswelle verlief bis zur Operationsstelle, um diese zu überspringen und sich dann weiter auf den hinteren Körperabschnitt fortzusetzen. Die von der Operation betroffenen Segmente beider Theilstücke traten zusammen als umfangreiche wulstartige Verdickung beim Anlangen der Verdünnungswelle hervor. Der Wulst war hier zweifellos bedingt durch eine bedeutende Erweiterung des Cylinders der Ringmuskulatur. An der Weiterleitung der Verdickungswelle betheiligen sich die operirten Segmente durch schwache Kontraktionen ihrer Längsmuskeln. Der Umfang des Wulstes wird hierdurch an und für sich etwas vergrößert, ohne dass derselbe indessen sich so scharf markirt, wie bei der Verdünnungswelle.

Am 10. December 1896 (also nach 55 Tagen) hatten sich sämtliche Nähte abgestoßen, die Vereinigung erschien gut. In dem Verhalten der operirten Segmente gegenüber den Kontraktionswellen hatte sich eine Änderung in so fern vollzogen, als beim Anlangen der Verdünnungswelle sich der Umfang des Wulstes in toto verringerte, es kontrahirte sich hier nicht die Ringmuskulatur des einzelnen Thieres gesondert, vielmehr zeigte der Ring des aus der Muskulatur beider Thiere zu gleichen Theilen zusammengesetzten Wulstes die Fähigkeit einer einheitlichen selbständigen Kontraktion. Man muss also nicht nur annehmen, dass eine funktionsfähige Verwachsung der beiden Ringmuskelsysteme an der Vereinigungsstelle zu Stande gekommen ist, sondern es macht sich auch bereits die funktionelle Anpassung an die durch die Transplantation geschaffene Neugestaltung des Muskelsystems der Operationsstelle in deutlicher Weise bemerkbar. Im Übrigen führte jedes Thier eine vollkommen selbständige Existenz. Die Grenzen der vereinigten Segmente waren zum großen Theil in einander übergegangen; ein unsegmentirtes Narbengewebe existirte nicht mehr.

Am 4. Februar 1897 wurde das Thier in guter Verfassung konservirt. Alter der Vereinigung 3 Monate 19 Tage.

Bei einem Thier des Versuches Nr. 268 kam es nur zu einer theilweisen Vereinigung der Wundflächen, während der übrige Theil derselben sich einfach durch den gewöhnlichen Wundheilungsprocess schloss. Die beiden Thiere hingen so mit einer nur vier Segmente umfassenden Stelle zusammen. So lange die vereinigten Thiere in der feuchten Kammer gehalten wurden, ging, trotz der beschränkten Verbindung, die Verwachsung in der gewöhnlichen Weise von statten. Als das Versuchsthier indessen nach Ablauf von 4 Wochen in Fließpapier eingesetzt worden war, fand ich nach wenigen Tagen, wahrscheinlich durch die Wirkung des Widerstandes des Fließpapiers die Thiere getrennt, und zwar musste diese Trennung eine gewaltsame gewesen sein, da sie mit einer starken Blutung einhergegangen war (1. December 1896). Die Thiere waren 41 Tage vereinigt.

Die Parallelvereinigungen sind die einzigen Transplantationen, bei welchen es nicht zur Bildung eines neuen Individuums aus den beiden Komponenten der Verbindung kommt. Jedes der an der Vereinigung beteiligten Thiere behält seine vollkommene Selbständigkeit in jeder Beziehung. Gemeinschaftlich ist beiden Thieren nur die Leibeshöhle und die Muskulatur der operirten Segmente.

Ebenso gut wie seitliche Vereinigungen, würden ventrale und dorsale Transplantationen herzustellen gewesen sein; ich habe derartige Versuche, die sich, sofern sie nicht durch Verletzung innerer Organe complicirt sind, in nichts Wesentlichem von den beschriebenen Versuchen unterscheiden, nicht angestellt.

B. Transplantation von Körpertheilen ohne selbständige Existenzfähigkeit auf solche mit dieser Eigenschaft.

1. Transplantation von Theilstücken, bestehend aus wenigen Segmenten.

Die Lumbriciden besitzen bekanntlich ein außerordentlich hoch entwickeltes Regenerationsvermögen, das sich nicht nur auf den Ersatz kleiner verloren gegangener Theile des Gesamtkörpers erstreckt, sondern auch bei verhältnismäßig kleinen Bruchstücken des Körpers deutlich in die Erscheinung tritt. Man kann so einen Regenwurm in eine Anzahl Stücke zerlegen, die nicht nur im Stande sind am Leben zu bleiben, sondern auch im günstigsten Falle Kopf und Schwanz zu regeneriren vermögen. Die Lebensfähigkeit der Theil-

stücke hat jedoch bei weiterer Zerstückelung des Körpers eine Grenze; so sind, wie schon Eingangs erwähnt, Stückchen, die aus ein bis drei Segmenten bestehen, allem Anschein nach nicht existenzfähig, und auch solche von vier bis acht Segmenten sterben in vielen Fällen ab.

Mein Bestreben ging nun dahin, durch die Verbindung eines solchen kleinen, nicht lebensfähigen Segmentkomplexes mit einem größeren, lebensfähigen Theilstück ein neues Individuum darzustellen.

Ich verschaffte mir durch Zertheilung eines Wurmes derartige kleine aus ein bis vier Segmenten bestehende Stückchen und versuchte dieselben mit Hilfe von zwei Nähten auf die Wundfläche eines durch Quertheilung hergestellten größeren Theilstückes zu transplantieren. Alle meine diesbezüglichen Experimente schlugen indessen fehl, und ich wollte bereits den Versuch als unmöglich aufgeben, als es bei einem gänzlich anderen Versuch unbeabsichtigterweise zu einer solchen Transplantation kam, die ein in jeder Hinsicht befriedigendes Resultat ergab. Ich werde auf diesen Versuch (Nr. 51) weiter unten des Näheren einzugehen haben.

Bei diesem Versuch Nr. 51 (Fig. 21) hatte es sich ursprünglich um eine Darstellung von »verlängerten Thieren« gehandelt, wie sie oben beschrieben worden sind; die vereinigten Theilstücke hatten sich jedoch bald in Folge von Autotomie des Kopfstückes in der Nähe der Vereinigungsstelle getrennt, wobei die Bruchstücke einiger Segmente der Wundfläche des Schwanzstückes anhaften blieben und mit letzterem verwuchsen.

Durch diese Erfahrung belehrt, stellte ich eine größere Anzahl von »verlängerten Thieren« dar, wobei ich das Kopfstück recht lang wählte, um so einer Autotomie Vorschub zu leisten. Es kam auch thatsächlich bei allen Thieren innerhalb der ersten 4 Tage zu einer Trennung der Vereinigung und zwar meist unter Abstoßung einiger Segmente seitens des Kopfstückes, die, gehalten durch die Nähte, der Wundfläche des Schwanzstückes anhaften blieben. Indessen nur in vereinzelten Fällen gelang es eine Verwachsung der so transplantirten an und für sich nicht lebensfähigen Segmente mit dem Schwanzstück zu erzielen, meist starben sie nach Verlauf weniger Tage ab und wurden dann von der Wundfläche des Schwanzstückes abgestoßen. Dies passirte stets, wenn die Autotomie bereits am ersten oder zweiten Tage nach der Vereinigung erfolgt war; anders dagegen, wenn der Zusammenhang des ganzen Thieres bis zum dritten Tage, oder noch länger, erhalten blieb (was allerdings selten geschah). In diesen Fällen erhielten sich die abgestoßenen Segmente auf der

Wundfläche des Schwanzstückes frisch. Man musste so annehmen, dass die Ernährung des transplantierten Stückchens seitens des Schwanzstückes erst nach einigen Tagen beginnen kann. Gelingt es bis zu diesem Zeitpunkt das erstere im Zusammenhang mit seinem Mutterboden zu erhalten und damit selbstverständlich auch seine Ernährung zu sichern, so ist die Hauptbedingung für ein Gelingen der beabsichtigten Transplantation erfüllt.

Außer bei »verlängerten Thieren« kamen Transplantationen weniger Segmente auch vor bei gewöhnlichen Vereinigungen in normaler Stellung und bei Drehung der Theilstücke um 90°.

Im Ganzen verfüge ich über fünf Fälle von wohlgelungener Transplantation kleiner Theilstückchen.

Abgesehen von dem unten näher zu beschreibenden Thier des Versuchs Nr. 51 handelte es sich dabei stets um die Pfropfung eines kleinen Komplexes vollständiger Segmente, so dass also das transplantierte Stückchen die Wundfläche des Schwanzstückes vollständig bedeckte.

In den ersten 2—3 Wochen nach erfolgter Transplantation waren bemerkenswerthe Thatsachen bezüglich des kleinen Stückchens nicht zu verzeichnen. Seine freie orale Wundfläche schloss sich im Verlauf der ersten beiden Tage nach der Autotomie; im Übrigen verhielt es sich vollkommen passiv und ließ sich von dem oft lebhaft umherkriechenden Schwanzstück, ohne eine Spur von Bewegung zu zeigen, fortschieben; nicht selten kam es dabei in unsanfte Berührung mit den Wänden des Behältnisses.

Die Nähte stießen sich selten von selbst ab, sie blieben, Dank der großen Widerstandsfähigkeit des Hautmuskelschlauches des Schwanzstückes liegen, bis sie durch die Schere entfernt wurden. Meist nahm ich diese Operation nach 2—3 Wochen vor. Um diese Zeit etwa konnte man auch die ersten noch schwachen Eigenbewegungen des kleinen Stückchens beobachten und zwar bestanden dieselben anfangs nur in Kontraktionen der Längsmuskulatur, so dass der Körper sich abwechselnd ausstreckte und zusammenzog. Bei den Transplantationen, bei welchen das kleine Stückchen eine etwas größere Anzahl (vier bis fünf) Segmente umfasste, waren diese Bewegungen von vorn herein ausgiebiger. Auf die Bewegung des ganzen Thieres hatten die schwachen Muskelaktionen der wenigen Segmente natürlich keinen Einfluss.

Im weiteren Verlauf der Vereinigung vollzog sich ein sehr wichtiger und bedeutungsvoller Vorgang: das transplantierte kleine

Stückchen begann, trotz seiner Kleinheit, von seinem oralen Ende aus zu regenerieren. Die Produkte dieser Regeneration waren, was ihre Form und die Zahl ihrer Segmente anbelangt, so verschieden, dass ich in dieser Hinsicht die einzelnen Fälle gesondert betrachten möchte.

Versuch Nr. 149. — 1 Thier. — Am 16. Mai 1896 normale autoplastische Vereinigung bei *Allolobophora terrestris*. — Die Operationsstelle lag in der Mitte des Körpers. Am 19. Mai amputierte das Kopfstück an seinem aboralen Ende einen Komplex von vier Segmenten, der mit dem Schwanzstück vereinigt blieb. — Am 12. Juni zeigte das orale Ende des transplantierten Stückchens einen deutlichen Mund und zwar lag derselbe in einem neugebildeten Segment.

Am 15. August 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand konservirt. Eine Grenze zwischen Kopf- und Schwanzstück macht sich nicht mehr bemerkbar. — Alter der Vereinigung also 3 Monate.

Versuch Nr. 166. — 1 Thier. — Am 6. Juni 1896 autoplastische Vereinigung unter Drehung der Theilstücke um 90° bei *Allolobophora terrestris*. Die Operationsstelle lag in der Mitte des Körpers. — Am 9. Juni amputierte das Kopfstück an seinem aboralen Ende zwei Segmente, die der Wundfläche des Schwanzstückes, durch sämtliche vier Nähte gehalten, anhaften blieben. — Am 13. Juli hatte das kleine Theilstück ein kurzes dickes Regenerat, bestehend aus sieben Segmenten mit mehreren Anomalien gebildet. Die Vereinigung war gut. — Am 29. August 1896 war das Thier abgestorben. — Alter der Vereinigung mindestens 1 Monat 7 Tage, wahrscheinlich aber mehr als 2 Monate.

Ganz besonders interessant gestaltete sich die Regeneration bei einem Thier des Versuches Nr. 154 (Fig. 22 a, b), es kam hier zu einer zweimaligen Neubildung von Segmenten.

Am 21. Mai 1896 wurde aus zwei Individuen der Species *Allolobophora terrestris* ein verlängertes Thier dargestellt. Beim Kopfstück lag die Operationsstelle 2 cm vor dem Afterende, beim Schwanzstück waren die vier ersten Segmente entfernt worden. Am 24. Mai amputierte das Kopfstück drei Segmente, die mit dem Schwanzstück vereinigt blieben. — Am 7. Juni zeigte das transplantierte Stückchen die ersten Eigenbewegungen. Am 23. Juni wurden die Nähte mit der Schere entfernt; es zeigte sich, dass das kleine Stückchen ein Kopfregenerat, bestehend aus acht Segmenten, gebildet

hatte (Fig. 22a). Dieses Regenerat wuchs rasch, bis es in kurzer Zeit fast denselben Umfang erreicht hatte, wie sein Mutterboden, das Kopfstück. — Am 8. Juli war aus der Spitze dieser acht Segmente großen Neubildung ein zweites aus 37 Segmenten bestehendes Regenerat hervorgewachsen, an welchem man deutlich das Rückengefäß und den Darm durchschimmern sehen konnte (Fig. 22b). Die Regenerate vollführten gemeinschaftlich lebhaftes Eigenbewegungen. Bis zum 13. August 1896 hatte auch das zweite Regenerat bedeutend an Umfang zugenommen. Die Lokomotion des ganzen Thieres war nunmehr eine einheitliche; die Kontraktionswellen setzten an der oralen Spitze des zweiten Regenerates ein und verliefen ununterbrochen bis zum aboralen Ende des Schwanzstückes. Ein entsprechendes Resultat ergaben Reizversuche. Berührte man die vorderste Spitze des zweiten Regenerates, so zuckte deutlich das äußerste Schwanzende des Thieres im Momente der Reizapplikation, während die mittleren Körperpartien in Ruhe blieben. Das Bestehen einer ununterbrochenen Nervenleitung des ganzen Thieres war damit sicher festgestellt.

Einen eigenthümlichen Anblick gewährte das Versuchsthier, abgesehen von dem verschiedenen großen Umfang der Regenerate und Theilstücke, durch seine Färbungsdifferenzen: an das tiefdunkel pigmentirte Schwanzstück setzte sich nach vorn das hellere kleine, aus drei Segmenten bestehende transplantierte Stückchen an, und diesem gingen die in der Pigmentirung unter sich und von ihrem Mutterboden verschiedenen Regenerate voraus. Die Intensität der Pigmentirung erschien also von hinten nach vorn successive abgestuft. Hervorheben möchte ich noch, dass an der ursprünglichen Färbung beider Theilstücke sich während der Beobachtungszeit nichts geändert hat.

Am 13. August 1896 wurde das Thier konservirt. Alter also 2 Monate 23 Tage.

Ich gehe jetzt zur Schilderung des nach verschiedenen Richtungen hin interessanten Versuchs Nr. 51 (Fig. 21) über.

Am 13. November 1895 stellte ich durch heteroplastische normale Vereinigung von *Lumbricus rubellus* und *Allolobophora terrestris* ein »verlängertes Thier« mit doppeltem Genitalapparat dar. Das Kopfstück (*Lumbricus rubellus*) entbehrte des hinteren Körperdrittels, das Schwanzstück (*Allolobophora terrestris*) der ersten sechs Segmente. Am 17. November war das Kopfstück an der Vereinigungsstelle abgerissen, indessen war von ersterem ein kleiner unschein-

barer Rest, gehalten durch eine Naht, auf der Wundfläche des Schwanzstückes sitzen geblieben. Bei näherer Untersuchung mit der Lupe ergab sich, dass dieser Rest, bestehend aus der dorsalen Partie von zwei und einem halben Segment, der entsprechenden Partie der Wundfläche aufsaß, während die ventrale Hälfte der letzteren freilag. Die Farbe des transplantierten Körperfragments ist bedeutend heller als die des dunkel pigmentierten Schwanzstückes.

Am 5. December 1895 hatte das transplantierte kleine Stückchen die ihm fehlende ventrale Partie ersetzt und bedeckte nunmehr die ganze Wundfläche des Schwanzstückes. Die Zahl seiner Segmente betrug vier; es hatte also außer der Regeneration der ventralen Körperpartie eine Neubildung von Segmenten stattgefunden.

Am 6. Januar 1896 begann das kleine Stückchen eigene Bewegung zu zeigen (Ausstrecken und Zusammenziehen) und am 14. Januar schien sich eine Mundöffnung an der Spitze des nunmehr sechs Segmente zählenden kleinen Stückchens gebildet zu haben. Das Kopfsegment ist durch eine Einschnürung vom übrigen Körper getrennt und besitzt rechts und links an der Mundöffnung je einen kleinen Zipfel. Das Rückengefäß ist als schwache röthlich durchschimmernde Linie wahrzunehmen.

Am 25. Januar tritt die Bewegung des kleinen Stückchens schon deutlicher hervor. Beim Vorstrecken erscheint stets in der Mundöffnung ein runder zapfenförmiger Körper, der Pharynx. An der Dorsalseite der neugebildeten Segmente beginnt eine röthliche Pigmentirung. Bezüglich der Orientirung des kleinen Stückes zum Schwanzstück konnte ich nunmehr feststellen, dass das erstere gegen das letztere eine kleine Längsdrehung nach rechts zeigte. Ferner bildete die Längsachse des ganzen Thieres keine gerade Linie. Dies rührte daher, dass einerseits die ursprüngliche Wundfläche des Schwanzstückes nicht einen genauen Querschnitt des Körpers bildete, sondern von vorn und rechts nach hinten und links schräg verlief. Das auf dieser Wundfläche weiterwachsende Stückchen musste sich daher mit seiner Längsachse nach links wenden; andererseits mag auch die Form und die Lage des kleinen Körperfragments auf dessen spätere Wachstumsrichtung mit eingewirkt haben.

Am 10. März traten in dem bis dahin völlig leeren Darm des Schwanzstückes Nahrungsballen auf, ein deutlicher Beweis dafür, dass 1) der neugebildete Mund, trotz seiner abnormen Konfiguration, im Stande ist Nahrung aufzunehmen und 2) dass eine funktionsfähige Verbindung des Darmes beider Stücke eingetreten ist.

Über das Verhalten des ganzen Thieres in der Ruhe und bei der Lokomotion konnte ich Folgendes feststellen: In der Ruhe ist das kleine Kopfstück gewöhnlich stark kontrahirt und nur zum Theil sichtbar. Beim Beginn der Bewegung (Verdünnungswelle) stößt es sich vor, wobei aus dem etwas abnorm gestalteten Munde der Pharynx als dicker kugelig Körper vorgestülpt wird. Die Verdünnungswelle des Kopfstückes setzt sich ununterbrochen auf das Schwanzstück fort. Da indessen die Streckung der Segmente des letzteren eine bedeutend ausgiebigere ist, so wird das kleine Stückchen stets eine Strecke weit fortgeschoben. Auch die Verdickungswelle des letzteren steht an Stärke weit hinter der des Schwanzstückes zurück. Man kann so die Thatsache konstatiren, dass der Anstoß zur Bewegung von dem kleinen Kopfstück ausgeht, die Bewegung selbst wird indessen zur großen Hauptsache vom Schwanzstück ausgeführt. Das schief nach links gerichtete Kopfstück stellt sich bei dem ganzen Bewegungsvorgang durch entsprechende Biegung seines Körpers so ein, dass die Längsrichtung seiner vorderen Segmente mit der Fortsetzung der Längsachse des Schwanzstückes zusammenfällt. Reizungsversuche ergeben, dass eine Nervenverbindung beider Stücke zweifellos besteht.

Am 23. März wurde das Thier in Erde gebracht, in welche es sich sofort eingrub.

Am 22. August 1896 wurde das Thier auf der Oberfläche der Erde liegend gefunden, es erschien etwas matt, reagirte aber auf Reize noch in normaler Weise. Der Darmkanal ist leer. Auffällig ist der Farbenunterschied beider Theilstücke: das Kopfstück besitzt das typische rothbraune Kolorit des *Lumbricus rubellus*, gegen welches das graublau pigmentirte Schwanzstück scharf sich abhebt. (An dem missgebildeten Prostomium sind Artmerkmale überhaupt nicht zu erkennen.) Die Theilstücke haben also trotz einer Vereinigung von 9 Monaten 9 Tagen, während welcher Zeit eine vollkommene Verwachsung der beiden Komponenten bestanden hatte, die Färbungsmerkmale ihrer Art durchaus bewahrt. Von besonderer Bedeutung ist dieser Fall deshalb, weil der eine Komponent der heteroplastischen Verbindung keine selbständige Existenzfähigkeit besaß und so eine geraume Zeit von dem andern nicht nur vollkommen ernährt werden musste, sondern das Schwanzstück hatte auch zweifellos das Material zu einer Regeneration der fehlenden ventralen Segmentpartien und zu einer Neubildung von Segmenten zu liefern.

Dieser Fall vervollständigt das Kapitel der heteroplastischen

Transplantationen in recht erwünschter Weise und ist geeignet, den oben gemachten Ausführungen einen besondern Nachdruck zu verleihen. — Eine weitere Übereinstimmung der heteroplastischen Transplantationen im Thier- und Pflanzenreich ergibt sich ebenfalls aus diesem Falle. VÖCHTING (95) sagt von seinen entsprechenden Pflanzenversuchen: »Auch das kleinste Gewebestück bewährte, wenn in einen umfangreichen, seine eigene Masse um das Vielfache übertreffenden Körper eingefügt, unverändert seine specifischen Eigenschaften.« Dieser Satz trifft, wie wir gesehen haben, auch vollkommen zu bezüglich der heteroplastischen Transplantationen bei den Lumbriciden.

Aus den vorstehend geschilderten Untersuchungen ergibt sich, dass es gelingt, nicht nur ein wenige Segmente umfassendes Theilstück, das an und für sich nicht lebensfähig ist, durch Transplantation auf ein größeres Theilstück am Leben zu erhalten, sondern es wird auch durch die Verbindung ein neues Individuum geschaffen, welches die fehlenden Theile des Kopfstückes ganz oder theilweise zu ersetzen im Stande ist. Im Übrigen gilt auch für die Vereinigungen dieser Reihe der weiter oben aufgestellte Satz von der Erhaltung der Eigenschaften jedes Theilstückes, so wie sie ihm als integrierendem Theil des ursprünglichen Wurmkörpers, dem es entstammte, eigen waren.

2. Transplantation von excidirten Stücken der Leibeswand.

Die Transplantation von excidirten Theilstücken der Leibeswand, die man im Gegensatz zu den kleinen »Querbruchstücken« des Wurmkörpers, von welchem im vorigen Abschnitt die Rede war, als »Längsbruchstücke« bezeichnen kann, schien mir für die Frage nach der Möglichkeit der Pfropfung von nicht lebensfähigen Theilstücken des Körpers überhaupt von ganz besonderer Bedeutung zu sein; denn einerseits war von vorn herein ausgeschlossen, dass solche »Längsbruchstücke« des Körpers, gleichviel ob sie wenig oder mehr Segmente zählten, existenzfähig sein könnten, andererseits ließen sich die Versuche in so fern exakter gestalten, als die Verbindung des zu transplantirenden Stückes mit seinem Mutterboden vor der Transplantation gelöst werden musste, ohne dass damit die Anlage einer neuen der Infektion leicht zugänglichen Wundfläche des ersteren verbunden gewesen wäre, wie es bei den Versuchen des vorigen Abschnittes ja der Fall war. Das transplantierte Stück der Leibeswand

war so von vorn herein allein auf eine Ernährung seitens des neuen Bodens angewiesen.

Weiterhin versprach ich mir gerade von diesen Versuchen eine weitere werthvolle Bestätigung der bezüglich der heteroplastischen Transplantationen überhaupt oben aufgestellten Sätze.

Von diesen Gesichtspunkten aus wurden die Versuche vorgenommen.

Sämmtliche Vereinigungen waren heteroplastisch. Die specielle Methodik war folgendermaßen: dem Wurm wurde ohne vorherige Betäubung in seiner vorderen Körperpartie mittels einer scharfen Schere unter Faltenbildung zwischen den Scherenbranchen ein mehr oder weniger großes Stück der Leibeswand excidirt und dasselbe mittels vier bis sechs Seidenligaturen auf eine Querwunde resp. eine ebenfalls in der erwähnten Weise anzulegende Längswunde mit Substanzverlust von entsprechender Größe befestigt. Die Benutzung nur der vorderen Körperpartien sowohl zur Entnahme des zu transplantirenden Stückes, wie auch zur Transplantation selbst, sicherte in den meisten Fällen ein vollständiges Gelingen des Versuchs. Die benutzten Arten waren *Lumbricus rubellus* einerseits und *Allolobophora terrestris* und *Allolobophora cyanea* andererseits. Besonders die Vereinigungen von *Lumbricus rubellus* mit *Allolobophora cyanea* lieferten Formen mit außerordentlich deutlich in die Augen fallenden Farbenunterschieden.

Bevor ich zur Schilderung meiner hierher gehörigen Transplantationen gehe, möchte ich bemerken, dass ich vorher zur Kontrolle einer eventuellen Lebensfähigkeit der excidirten Stücke des Hautmuskelschlauches eine Anzahl solcher Stücke von verschiedener Größe in freiem Zustand beobachtet habe. Unmittelbar nach der Excision rollen sich die Stücke in der Richtung ihrer Ringmuskulatur auf und verharren in diesem Zustand ohne eine Spur von Bewegung zu zeigen, bis zu ihrem Tode, der im Laufe des ersten oder zweiten Tages erfolgt. Niemals habe ich gesehen, dass solche Hautmuskelschlauchstückchen über zwei Tage hinaus lebensfähig blieben.

Je nach der Lage der Transplantationsstelle sind die Versuche in zwei Gruppen einzutheilen:

a. Transplantation eines Stückes der Leibeswand
auf eine Querwunde.

Bei den hierher gehörigen Versuchen handelt es sich in fast allen Fällen um Transplantation eines Leibeswandstückes von *Allolobophora terrestris* auf *Lumbricus rubellus*. Die Orientirung des

ersteren auf der Wundfläche kann eine verschiedene sein; versucht wurden (das Schwanzstück in normaler Lage, mit der Ventralseite nach unten, gedacht) Vereinigungen mit vertikaler und horizontaler Stellung der Segmente des transplantierten Stückes. Von beiden Stellungen besitze ich wohlgelungene Exemplare. In vielen Fällen stirbt das transplantierte Stück innerhalb des ersten oder zweiten Tages ab und wird dann von der Wundfläche abgestoßen, oder aber es wird erst abgestoßen und verfällt dann der Verwesung. Der letztgenannte Fall ereignet sich besonders häufig dann, wenn die Querschwundwunde des Schwanzstückes in der Gegend des Pharynx liegt. Bei jeder am Oralende einsetzenden Verdünnungswelle versucht der Rest der umfangreichen Pharynxmuskulatur sich vorzustülpen. In Folge des hierdurch bewirkten häufig wiederkehrenden Druckes auf das transplantierte Stück reißen die Nähte aus.

Ich möchte nicht unterlassen an dieser Stelle auf das weitere Verhalten des Restes der Pharynxmuskulatur aufmerksam zu machen. Ist das transplantierte Stück abgestoßen, so kommt es in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle hier nicht zu einer normalen Regeneration der verlorenen Segmente, wie es bei etwas weiter zurückliegenden Wundflächen fast stets geschieht, vielmehr entsteht aus der vorgestülpten Pharynxmuskulatur eine große, formlose, unsegmentierte Neubildung mit vielfachen Gruben und Höckern, die sich mit einem Epithel überdeckt und auch nach längerer Beobachtungszeit sich nicht verändert (Fig. 23). Solche »abnorme Regenerate« können auch bei einfachen Regenerationsversuchen vorkommen, sofern der Schnitt in die betr. Körpergegend fällt.

Der weitere Verlauf der Vereinigung ist folgender. Bereits nach 3—4 Tagen beginnen die Nähte sich abzustoßen; meist ist dieser Process nach Ablauf der ersten Woche beendet. Ist die Operation gut gelungen, so erscheint nunmehr die ganze Wundfläche vollständig bedeckt von dem transplantierten Stück, welches durch die Kontraktion seiner Ringmuskulatur stets ziemlich stark gekrümmt, im Übrigen aber vollkommen regungslos erscheint.

Das ganze Thier liegt für gewöhnlich ruhig in seinem Behältnis, erst wenn besondere Reize auf dasselbe einwirken, beginnt es lebhaft umherzukriechen, ein Verhalten, welches alle dekapitierten Thiere zeigen. Das transplantierte Stück wird dabei als bewegungslose Masse fortgeschoben. Reizt man das letztere mit einer Nadel, so antwortet es mit einer schwachen Längskontraktion; das Schwanzstück wird von diesem Reiz nicht beeinflusst. An dem beschriebenen Verhalten

bei der Bewegung und gegenüber den Reizapplikationen ändert sich, sofern nicht Regenerate auftreten, auch weiterhin nicht das Geringste.

Schwanzstück und transplantiertes Stück der Leibeswand sind verbunden durch eine schmale Zone unsegmentirten Narbengewebes. In den Fällen, in welchen dieses Narbengewebe nur wenig entwickelt ist, wobei es sich also um eine möglichst vollkommene Adaption der Wundflächen handelt, erhält sich das ganze Thier so, wie es durch die Transplantation dargestellt wurde, unverändert. So hielt ich z. B. ein Thier des Versuchs Nr. 168 (Fig. 24) volle drei Monate, ohne dass die geringste Veränderung in den ursprünglichen Verhältnissen beobachtet worden wäre. Das Thier war am 11. Juni 1896 operirt worden und wurde am 11. September in vollkommen lebensfrischem Zustand konservirt. Die Stellung des transplantierten Stückes auf der Wundfläche war vertikal, es zählte 12 Segmente.

Es handelte sich hier um eine heteroplastische Transplantation von *Allolobophora terrestris* auf *Lumbricus rubellus*. Letztgenanntem Komponenten war das vordere Körperdrittel entfernt worden.

Hervorheben möchte ich noch, dass in der Färbung der Theilstücke nicht die geringste Änderung eingetreten war.

In mehreren anderen Fällen war der Verlauf der Transplantation ein nicht so einfacher, wie vorstehend geschildert. Es komplicirte sich vielmehr die Transplantation mit einer Regeneration des Kopfes. In dieser Hinsicht finden wir besonders typische und interessante Verhältnisse bei zwei Thieren (*a* und *b*) des Versuchs Nr. 183. — Operation am 25. Juni 1896. Das Schwanzstück (*Lumbricus rubellus*) entbehrte der fünf ersten Segmente. Auf die Wundfläche desselben transplantierte ich ein sechs resp. fünf Segmente zählendes Stück der Leibeswand aus dem Vorderkörper einer *Allolobophora terrestris* in vertikaler resp. horizontaler Stellung.

Bei dem Thier *a* (mit vertikal transplantierten sechs Segmenten) (Fig. 25) war das Narbengewebe mäßig stark entwickelt. Am 18. Juli zeigte sich das letztere an der Ventralseite bedeutend verbreitert, so dass die Stellung des transplantierten Stückes zur Wundfläche eine schräge war. Im Verlauf der nächsten Tage wurde das letztere von den an der Ventralseite aus der Wundfläche lebhaft hervorwuchernden Geweben emporgehoben, so dass es aber mit der Dorsalseite des Schwanzstückes in unmittelbarer Berührung blieb. Am 23. Juli hatte sich von der Ventralseite aus ein vollständiges Kopfregenerat entwickelt, auf dessen Dorsalseite das transplantierte Stück aufsaß.

Letzteres erschien in seiner gekrümmten Stellung nunmehr wie ein von der ursprünglichen Wundfläche durch das Regenerat emporgehobener Deckel. Auffällig erschienen die Farbendifferenzen des ganzen Thieres: auf dem vollkommen pigmentlosen, weißen Regenerat ruhte ein tiefdunkel pigmentirtes Kugelsegment, welches nach hinten zu in den rothbraunen Körper des *Lumbricus rubellus* überging.

Der Umfang des Regenerates nahm rasch zu. An seiner Dorsal-seite zählte ich sieben, an seiner Ventralseite dagegen zwölf Segmente, wovon zwei »compound metameres« sind. Die Zahl der Segmente ist in so fern bemerkenswerth, als HESCHELER (53) angiebt, dass nie deren mehr sich regenerirten als abgeschnitten wurden. Hier waren die ersten fünf Metameren entfernt worden und zwölf haben sich neu gebildet. Maßgebend ist natürlich die Zahl der Segmente an der Ventralseite.

Bei der fortgesetzten Beobachtung konnte ich eine weitere interessante Thatsache konstatiren, nämlich den theilweisen Übergang der Segmentgrenzen des Regenerates und des transplantirten Stückes. Das Thier, von oben und etwas von links gesehen (Fig. 25), zeigt eine vollkommene Verschmelzung von vier Segmenten, eine Thatsache, die für die Einheitlichkeit des Regenerates und des transplantirten Stückes deutlich spricht. Der eventuellen Annahme, dass sekundär eine Abstoßung des letzteren stattfinden könne, ist damit von vorn herein der Boden entzogen.

Am 16. September 1896 hatte das Regenerat die Größe eines normalen Kopfes erlangt, seine Pigmentirung war die rothbraune des *Lumbricus rubellus*. Nahrungsaufnahme fand bereits seit einigen Tagen statt. An der Färbung des transplantirten Stückes hat sich nichts geändert. Das Thier wurde konservirt. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 22 Tage.

Das Thier *b* (Fig. 26 *a* und *b*) zeigte das transplantirte Stück von fünf Segmenten (bezüglich der Stellung der letzteren) horizontal der Wundfläche aufgelagert. Das Schwanzstück besitzt in seinen ersten beiden Segmenten (also dem sechsten und siebenten des vollständigen Wurmes) eine Spirale von einer Tour, welche rechtsseitig beginnt und endet (Fig. 26 *a*).

Von vorn herein schon war das Narbengewebe ziemlich reichlich entwickelt gewesen; es nahm weiterhin gleichmäßig an Umfang zu und zwar so, dass es das transplantirte Stück in der Richtung der Längsachse vor sich her schob. Nach Ablauf von 4 Wochen hatte es drei schmale Segmente differenzirt, die besonders an der linken

Seite deutlich sichtbar waren (Fig. 26b, r). Damit hatte das »Narben-gewebe« auch äußerlich den Charakter eines echten Regenerations-gewebes erhalten, welches offenbar dazu bestimmt war, die verlorenen Theile des Körpers zu ersetzen. Diese Bestimmung konnte jedoch vorläufig nicht erfüllt werden, da das dem oralen Ende aufsitzende transplantierte Stück (t) die Entwicklung eines Kopfes nicht zuließ. Das regeneratorische Bestreben musste also fortbestehen bleiben. Am 30. Juli bemerkte ich, dass zwischen dem ventralen Rand des transplantierten Stückes und dem oralen Rand der Ventralseite des »Regenerationsgewebes« eine schmale zarte Knospe hervorgewachsen war, die in ventraler Richtung fast senkrecht zur Längsachse des ganzen Thieres stand. Beim Weiterwachsen der Knospe zeigte es sich, dass dieselbe aus vier bis fünf zum Theil mit Anomalien versehenen Segmenten bestand. Das Kopfsegment erschien zweizipfelig, also auch abnorm. Der Gesamteindruck des so gestalteten Thieres war ein höchst eigenthümlicher.

An der Fortbewegung konnte natürlich das abnorm gestaltete und gelagerte Kopfende keinen besonderen Antheil nehmen; es zeigte zwar schwache Kontraktionen, wurde im Allgemeinen aber vom Schwanzstück einfach fortgeschoben. Reizungsversuche ergaben eine ununterbrochene Nervenverbindung der Regenerate mit dem Schwanzstück. Bei Reizung des transplantierten Stückes reagierte nur dieses selbst durch eine schwache Längskontraktion. Am 8. September 1896 wurde das Thier konservirt. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 14 Tage. An der Färbung des transplantierten Stückes hatte sich nichts geändert.

Die Transplantation eines excidirten Stückes der Leibeswand auf eine Querswunde vermag also in manchen Fällen, aber nicht immer, die Regeneration zu hindern; das Bestreben, die verlorenen Körpertheile zu ersetzen, ist so stark, dass trotz eines ziemlich guten Verschlusses der Wunde mit dem transplantierten Stück sich ein Regenerat zu bilden vermag. Das erstere wird dadurch aber keineswegs, wie man vermuthen könnte, abgeworfen, es bleibt auf dem Regenerat sitzen und beweist seine Zugehörigkeit zum ganzen Thiere dadurch, dass seine Segmentirung mit der des Regenerates so weit als möglich in Verbindung tritt. Stets erscheinen auch hier die Regenerate an der Ventralseite, und zwar genau an der Medianlinie; niemals entstehen dieselben seitlich oder dorsal, trotzdem, wie sich nachweisen lässt, häufig an den zuletzt genannten Stellen die Bildung eines Regenerates wegen einer schlechteren Vereinigung und

einer reichlichen Entwicklung des Narbengewebes die Verhältnisse für das Hervortreten eines Regenerates günstiger zu sein scheinen. Diese Thatsachen bilden eine weitere Stütze für meine oben entwickelte Ansicht über den Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration.

b. Transplantation eines Stückes der Leibeswand auf eine Längswunde mit Substanzverlust. (Fig. 27.)

Diese Versuche unterscheiden sich von den im vorigen Abschnitt beschriebenen principiell durch nichts. Man musste annehmen, dass sie sogar bei der weniger exponirten Lage der Operationsstelle noch leichter zu guten Resultaten führen würden als jene; und dies war auch thatsächlich der Fall. Mein Hauptaugenmerk richtete ich gerade bei diesen Versuchen auf die Erzielung guter heteroplastischer Transplantationen, da mir die verhältnismäßige Intaktheit und die damit verbundenen geringeren funktionellen Störungen und ferner die Größe des einen Komponenten gegenüber dem kleineren anderen am meisten geeignet erschienen, einem Einfluss des ersteren auf letzteren bezüglich der Änderung der Artmerkmale, besonders der Pigmentirung, Vorschub zu leisten. Ferner wählte ich zu den Versuchen möglichst different gefärbte Species, indem ich z. B. Stücke der fast pigmentlosen *Allolobophora cyanea* auf die tiefbraunroth pigmentirte vordere Körperpartie des *Lumbricus rubellus* verpflanzte (Fig. 27). Durch den starken Kontrast wurde so jede eventuell eintretende minimalste Farbenveränderung dem Auge leicht bemerkbar gemacht. Trat hier nach längerer Beobachtungszeit keine Farbenänderung des transplantirten Stückes ein, so war damit wiederum der Beweis geliefert, dass eine Änderung der Artcharaktere auch des kleinsten Stückchens auf dem Wege der Transplantation unmöglich ist.

Bezüglich der Methodik ist zu bemerken, dass ich die Excision des Stückes aus der Leibeswand, sowie die Anlage der Hautmuskelschlauchwunde (was ja dasselbe bedeutet) auf die oben beschriebene Art und Weise mit der Schere ausführte. Bei einiger Übung lässt es sich leicht bewerkstelligen, dass das zu transplantirende Stück und die Wunde des anderen Thieres genau gleich groß sind. Für eine exakte Vereinigung ist diese Bedingung natürlich unerlässlich. Die Operationsstelle lag stets seitlich in der vorderen Partie des Körpers und zwar in der Gegend des Ösophagus. Ebenso entstammte das zu transplantirende Stück der vorderen Körperpartie.

Die Nähte stießen sich außerordentlich rasch ab. Die ersten

lösten sich oft noch am Tage der Operation; fast stets war die Abstoßung der Nähte am 3. Tage beendet. Erschien das transplantierte Stück dann noch frisch, so war die Transplantation sicher gelungen. Auch hier krümmte sich das Stück der Leibeswand stets in der Richtung seiner Ringmuskulatur. Die Lage der Transplantationsstelle in der Ösophagusgegend verhinderte durchaus nicht die normale Nahrungsaufnahme und Verdauung der Versuchsthiere.

An der Bewegung betheiligte sich das transplantierte Stück sehr wenig, es wurde beim Anlangen der Verdünnungswelle passiv etwas gedehnt, zeigte aber selbst keine aktive Verdünnung. Bei der Verdickungswelle machte diese passive Dehnung wieder dem normalen Kontraktionszustand Platz. Das Verhalten des Hauptthieres bei der Bewegung war etwas abnorm: der Körper bog sich bei der Verdünnung nach der gesunden Seite hin aus, wie wir es bei Wunden des Hautmuskelschlauches finden. Ein Wulst ist dabei nicht wahrzunehmen. Bei Reizung des transplantierten Stückes trat bei allen Thieren keine Zuckung des Gesamtkörpers auf, wohl aber bemerkte man deutlich, wie ersteres sich in seiner Längsrichtung etwas zusammenzog.

Besonders erwähnen möchte ich drei Thiere des Versuchs Nr. 223 (Fig. 27). — Operation am 1. September 1896. Heteroplastische Transplantation von *Allolobophora cyanea* auf *Lumbricus rubellus*. Am 22. December 1896, also nach 3 Monaten 21 Tagen, sind alle Thiere noch frisch und gut vereinigt. Die Segmentgrenzen sind nach Möglichkeit verschmolzen, so dass bei einigen Thieren eine fast vollkommene Einheit der Segmentirung besteht. An der Färbung des transplantierten Stückes hat sich nicht das Geringste geändert. Dieser Befund blieb ungefähr der gleiche bis zum Mai 1897. Am 11. Mai wurde leider nur noch eines der drei Thiere vorgefunden, bei welchem sich das transplantierte Stück unverändert erwies; die beiden anderen Thiere schienen entflohen zu sein. Alter der Transplantation somit bis 15. Mai 8½ Monate.

Ans den beiden vorhergehenden Versuchsreihen geht hervor, dass die Transplantation von nicht lebensfähigen Längbruchstücken des Körpers verhältnismäßig leicht zu bewerkstelligen ist. Die Vereinigung ist eine dauernde.

Mit Recht kann man die Frage aufwerfen, woher es komme, dass kleine, mehrere Segmente zählende Querbruchstücke des Körpers

bei dem Versuch einer Transplantation fast stets zu Grunde gehen, wenn man sie dabei nicht eine Zeit lang mit ihrem Mutterboden in Verbindung zu erhalten versucht, während doch die Pfropfung von Längsbruchstücken, welchen man doch a priori eine mindestens ebenso geringe, wenn nicht noch schwächere Lebensenergie zuzuschreiben berechtigt ist, in den meisten Fällen gelingt. Die Ursache dieser scheinbaren Verschiedenheit liegt darin, dass bei den mit zwei Wundflächen versehenen Querbruchstücken auch nach erfolgter Transplantation einer Infektion des der Widerstandskraft seiner Gewebe beraubten Theilstückes alle Pforten geöffnet sind, während bei der Transplantation von Längsbruchstücken eine eigentliche der Infektion zugängliche offene Wunde nicht besteht.

Marburg, Mai 1897.

Litteraturverzeichnis.

- 1) ALLMAN, G. J., Report on the present state of our knowledge of the reproductive system in the Hydroidea. in: Rep. of the British Association for the advancement of Science. 1864.
- 2) ANDREWS, E. A., Bifurcated Annelids. in: The Americ. Naturalist. Vol. 26. 1892.
- 3) ANDREWS, E. A., Some abnormal Annelids. in: Quart. Journ. of micr. Science. Vol. 36. N. S. 1894.
- 4) BARFURTH, D., Versuche zur funktionellen Anpassung. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
- 5) BARFURTH, D., Regeneration. in: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 1—5. 1891—95.
- 6) BARFURTH, D., Zur Regeneration der Gewebe. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
- 7) BEDDARD, F. E., A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.
- 8) BELL, F. J., Notice of two Lumbrici with bifid Hinder-ends. in: The annals and magazine of Nat. Hist. Ser. 5. Vol. 16. 1885.
- 9) BERGH, S. R., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886.
- 10) BERT, P., Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Thèse. Paris 1866.
- 11) BORN, G., Die künstliche Vereinigung lebender Theilstücke von Amphibienlarven. in: Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1894.
- 12) BORN, G., Über die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. in: Verh. d. anat. Ges. 9. Versamml. in Basel. 1895.
- 12a) BORN, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. in: Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. IV. 1897.

- 13) BOURNE, A. G., On *Megascolex coeruleus*, together with a theory of the course of the blood in Earthworms. in: Quart. Journ. of micr. Science (2. Vol. 32. 1891.
- 14) BROOM, Abnormal earthworm with bifid hinderend. in: Transact. Nat. hist. Soc. Glasgow 1889.
- 15) BONNET, CH., Oeuvres d'histoire naturelle et de Philosophie. T. I. Neufchatel 1779.
- 16) BUCHANAN, FL., Peculiarities in the Segmentation of certain Polychaetes. in: Quart. Journ. of micr. Science. N. S. Vol. 34. 1893.
- 17) BÜLOW, C., Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (*Lumbriculus variegatus*). in: Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 49. 1883.
- 18) CADIAT, Artikel: Greffe animale. in: Dictionnaire des sciences medic. de Dechambre 1894.
- 19) CARRIÈRE, Studien über die Regeneration der Wirbelthiere. Würzburg 1850.
- 20) CAULLERY, M., Contributions à l'étude des Ascidies composées. in: Bull. sc. de la France et de la Belgique. Tome 27. 1895.
- 21) CERFONTAINE, P., Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). in: Arch. de Biologie. Tome 10. 1890.
- 22) CERFONTAINE, P., Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. in: Bull. de l'acad. royale de Belgique. 3. sér. Tome 24. 1892.
- 23) CLAPARÈDE, E., Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (*L. terrestris* L.). in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 19. 1869.
- 24) CLAPARÈDE, E., Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. in: Mém. de la soc. phys. et d'hist. nat. de Genève. T. 19. 1868.
- 25) COLLIN, A., *Criodrilus lacuum* Hoffm. Ein Beitrag zur Kenntnis der Oligochaeten. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 46. 1888.
- 26) COLLIN, A., Ein seltener Fall von Doppelbildung beim Regenwurm. in: Naturwiss. Wochenschrift. 6. Bd. 1891.
- 27) CORI, C. J., Über Anomalien der Segmentirung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 54. 1892.
- 28) CORI, C. J., Ein Fall von partieller Doppelbildung bei *Lumbriculus variegatus* und über die Knospungsweise bei *Syllis ramosa*. in: Lotos, Jahrb. f. Naturwissensch. N. F. Bd. 13. 1893.
- 29) DARWIN, CH., Die Bildung der Ackererde durch die Würmer. Deutsch von J. V. CARUS.
- 30) DELAGE, Y., La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris 1895.
- 31) DUGÈS, A., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annél. abranches. in: Ann. Sc. nat. Tome 25. 1828.
- 32) DUYNE, J. VAN, Über Heteromorphose bei Planarien. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 64. 1896.
- 33) EDINGER, Die Entwicklung der Gehirnbahnen in der Thierreihe. Deutsche medic. Wochenschr. 1896.
- 34) FIELDE, A. M., Observations on the tenacity of life and regeneration of excised parts in *Lumbricus terrestris*. in: Proceed. of the Acad. of nat. sciences of Philadelphia. 1885.

- 35) FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders bei Amphibien und Reptilien. Kassel u. Berlin 1885.
- 36) FREDERICQ, L., L'autotomie ou la mutilation dans le règne animal. in: Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 3^e sér. T. 26. Bruxelles 1893.
- 37) FREDERICQ, L., La digestion des matières albuminoïdes chez quelques invertébrés. in: Arch. de Zool. expér. et générale. T. 7. 1878.
- 38) FREDERICQ, L., L'autotomie chez les étoiles de mer. in: Revue Scientifique. III. sér. Tome 13. Paris 1887.
- 39) FRENZEL, J., Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Thiere. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 50. 1891.
- 40) FRIEDLAENDER, B., Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 47. 1888.
- 41) FRIEDLAENDER, B., Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurmes. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 58. 1894.
- 42) FRIEDLAENDER, B., Über das Kriechen der Regenwürmer. in: Biolog. Centralblatt. Bd. 8. 1888.
- 43) FRIEDLAENDER, B., Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. in: Archiv f. die ges. Physiologie. Bd. 58. 1894.
- 44) FRIEDLAENDER, B., Über die Regeneration herausgeschnittener Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 60. 1895.
- 45) FRIEND, H., »Hare-lip« in Earthworms. in: Nature. Vol. 47. 1892/93.
- 46) FÜRST, M., Zur Physiologie der glatten Muskeln. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 46. 1890.
- 47) GIARD, A., Y a-t-il antagonisme entre la »greffe« et la »régénération«? in: Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie. 1896.
- 48) GIARD, A., L'autotomie dans la série animale. in: Revue Scientifique. III. sér. Tome 13. Paris 1887.
- 49) GUILLEBAU, A., und LUCHSINGER, B., Fortgesetzte Studien zu einer allgemeinen Physiologie der irritablen Substanzen. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 28. 1882.
- 50) GRABER, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Prag 1884.
- 51) GRUBE, E., Über den Lumbricus variegatus MÜLLER's und ihm verwandte Anneliden. in: Archiv f. Naturgesch. Bd. 10. 1844.
- 52) HERBST, C., Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. I. in: Biol. Centralblatt. Bd. 14. 1894.
- 53) HESCHELER, K., Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. I.-D. Zürich 1896.
- 53a) HESCHELER, K., Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern. in: Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich. Jahrg. 42. 1897.
- 54) HESSE, R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 58. 1894.
- 55) HOFFMEISTER, Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.
- 56) HORST, R., On a Specimen of Lumbricus terrestris L. with bifurcated tail. in: Notes from the Leyden Museum. Vol. 8. 1886.

- 57) JAQUET, M., Recherches sur le système vasculaire des Annélides. in: *Mith. d. Zool. Stat. zu Neapel*. 6. Bd. 1886.
- 58) KENNEL, J. v., Über Theilung und Knospung der Thiere. *Festrede*. Dorpat 1888.
- 59) KORSCHULT, E., Bericht über die von E. JOEST angestellten Transplantationsversuche an Regenwürmern. in: *Sitzungsber. d. Ges. zur Beförderung d. ges. Naturwissensch. zu Marburg*. 1895.
- 59a) KLEINENBERG, N., The development of the Earthworm (*Lumbricus trapezoides* Dug.). in: *Quart. Journal of micr. Science*. N. S. Vol. 19. 1879.
- 60) KRUKENBERG, Vergleichend-physiologische Studien an den Küsten der Adria. I. Heidelberg 1880.
- 61) KÜKENTHAL, W., Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. in: *Jenaische Zeitschr.* Bd. 18. 1885.
- 62) KÜKENTHAL, W., Beobachtungen am Regenwurm. in: *Biol. Centralblatt*. 8. Bd. 1888.
- 63) KULAGIN, N., Zur Anatomie und Systematik der in Russland vorkommenden Familien der Lumbriciden. in: *Zoolog. Anzeiger*. 11. Jahrg. 1888.
- 64) LANGERHANS, P., Über einige kanarische Anneliden. in: *Verhandl. d. kais. Leopoldinisch-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher*. Bd. 42. Halle 1881.
- 65) LENHOSSEK, M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei *Lumbricus*. in: *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. 39. 1892.
- 66) LEO, J., De structura *Lumbrici* terrestris. I.-D. Regiomonti 1820.
- 67) LEYDIG, F., Handbuch der vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
- 68) LOEB, J., Bemerkungen über Regeneration. in: *Archiv f. Entwicklungsmechanik*. Bd. II. 1895.
- 69) LOEB, J., Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. in: *Archiv f. d. ges. Physiologie*. Bd. 56. 1894.
- 70) LOEB, J., Über eine einfache Methode zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. in: *Archiv f. d. ges. Physiologie*. Bd. 55. 1894.
- 71) LOEB, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. Würzburg 1891/92.
- 72) MARSH, C. D., A two-tailed Earth-Worm. in: *The americ. Naturalist*. Vol. 24. 1890.
- 73) MEYER, E., Die Abstammung der Anneliden. in: *Biol. Centralblatt*. Bd. 10. 1890.
- 74) MICHAELSEN, Die Lumbriciden Norddeutschlands. in: *Jahrbuch d. Hamburg. Wissensch. Anstalten*. Bd. 7. 1890.
- 74a) MICHEL, A., Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides — Travail des laboratoires de MM. les prof. PERRIER, au Muséum, et GIARD, à la Sorbonne. 1897.
- 75) MORGAN, T. H., Spiral modification of metamerism. in: *Journ. of Morphology*. Vol. 5. 1892.
- 76) MORGAN, T. H., A study of metamerism. in: *Quart. Journ. of micr. Science*. Vol. 27. 1895.
- 77) MORGAN, T. H., The formation of one Embryo from two Blastulae. in: *Archiv f. Entwicklungsmechanik*. Bd. II. 1894.
- 78) MORREN, C. F. A., De historia naturali *Lumbrici* terrestris. in: *Ann. Academiae Gandavensis* 1829.

- 79) NEULAND, C., Ein Beitrag zur Kenntniss der Histologie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes. I.-D. Bonn 1886.
- 80) PERRIER, E., Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. in: Arch. de Zool. expér. et générale. T. 3. 1874.
- 81) RATZEL und WARSCHAWSKY, Zur Entwickelungsgeschichte der Regenwürmer. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 18. 1868.
- 82) RETZIUS, G., Das Nervensystem der Lumbriciden. Biol. Untersuchungen. (N. F.) Bd. 3. Stockholm 1892.
- 83) RIEVEL, H., Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 62. 1896.
- 84) RITTER, E., Note on an abnormal Polygordius Larva. in: The americ. Naturalist. Vol. 26. 1892.
- 85) ROBERTSON, CH., Note on a double Earthworm (*Lumbricus terrestris*). in: Quart. Journ. of micr. Science. N. S. Vol. 7. 1867.
- 86) ROHDE, E., Die Muskulatur der Chaetopoden. in: Zoolog. Beiträge von A. SCHNEIDER. Bd. 1. 1885.
- 87) ROSA, D., Revisione dei Lumbricidi. Mem. Accad. Torino. T. 43. 1893.
- 88) ROUX, W., Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881.
- 88a) SCHMIDT, E., Lehrbuch der Pharmaceutischen Chemie. Bd. II. 3. Aufl. Braunschweig 1893.
- 89) SCHMIDT, F., Zwei Fälle von Missbildung bei Lumbriciden. in: Sitzungsber. d. naturf. Ges. bei d. Univers. Dorpat. Bd. 8. 1886.
- 90) SMIRNOW, A., Über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurmes. in: Anat. Anz. Bd. 9. 1894.
- 91) STEINER, Die Funktionen des Centralnervensystems der wirbellosen Thiere. in: Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1890.
- 92) UDE, H., Über die Rückenporen der terricolen Oligochaeten, nebst Beiträgen zur Histologie des Leibesschlauches und zur Systematik der Lumbriciden. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 43.
- 93) VEJDOVSKÝ, F., System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
- 94) VEJDOVSKÝ, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—92.
- 95) VÖCHTING, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
- 96) VOGT und YUNG, Lehrbuch der prakt. vergleich. Anatomie. Bd. I. Braunschweig 1888.
- 97) VOGT, C., Vorlesungen über nützliche und schädliche, verkannte und verleumdete Thiere. Leipzig 1864.
- 98) VRIES, DE, Über Wundholz. Flora. Bd. 24.
- 98a) WAGNER, F. v., Zwei Worte zur Kenntniss der Regeneration des Vorderdarmes von *Lumbriculus*. in: Zoolog. Anzeiger. Bd. 20. 1897.
- 99) WETZEL, G., Transplantationsversuche mit *Hydra*. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.
- 100) WILLIAMSON, C. H., On a bifid Earthworm (*Lumbricus terrestris*). in: The annals and mag. of Nat. Hist. 6. Ser. Vol. 13. 1894.
- 101) ZEPPELIN, MAX v., Über den Bau und die Theilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos* n. sp. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 39. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Die meisten Figuren sind nach den lebenden Thieren, einige wenige nach konservirten Objekten gezeichnet.

Tafel VI.

- Fig. 1. Partie aus der Mitte einer *Allolobophora terrestris* mit einer in der freien Natur geheilten Wunde. Die letztere liegt an der Dorsalseite und umfasst neun Segmente. In Folge der starken Zusammenziehung der Wunde ist der Körper des Wurmes rechtwinkelig geknickt. — Seitliche Ansicht. Gezeichnet bei LEITZ Lupen-Vergrößerung 10.
- Fig. 2. Homoplastische Vereinigung zweier Theilstücke von *Allolobophora terrestris* in normaler Stellung (Versuch Nr. 2).
- a. Der Wurm 10 Tage nach der Operation. Die Vereinigungsstelle mit starker Einschnürung. Länge 7 cm, Breite $3\frac{1}{2}$ mm.
 - b. Derselbe Wurm 22 Monate nach der Operation. Die Vereinigungsstelle tritt kaum noch hervor. Länge ca. 14 cm, Breite ca. 5 mm. — Beide Figuren in dorsaler Ansicht und natürlicher Größe.
- Fig. 3. Autoplastische Vereinigung zweier Theilstücke von *Allolobophora terrestris* unter einem Drehungswinkel von 90° (Versuch Nr. 166). Der Wurm ist während der Bewegung gezeichnet; das Schwanzstück hat sich dabei so gedreht, dass es in seiner größeren hinteren Hälfte die Unterlage mit der Ventralseite berührt. — Natürliche Größe.
- Fig. 4. Autoplastische Vereinigung zweier Theilstücke von *Allolobophora terrestris* unter einem Drehungswinkel von 180° und mit Exstirpation des Clitellums (Versuch Nr. 131). Der Wurm ist während der Bewegung gezeichnet; Drehung des Schwanzstückes wie bei Fig. 3. — Natürliche Größe.
- Fig. 5. Autoplastische Vereinigung zweier Theilstücke von *Allolobophora terrestris* unter einem Drehungswinkel von 180° . Regeneration eines Schwanzes an der Vereinigungsstelle (Versuch Nr. 150).
- a. Der Wurm in natürlicher Größe. (Die Borsten sind nicht angegeben.)
 - b. Die Vereinigungsstelle desselben Wurmes bei LEITZ Lupen-Vergrößerung 10. Das Schwanzregenerat zählt 28 Segmente. Die Figuren stellen das Thier so dar, dass das an der Ventralseite des Kopfstückes hervortretende Regenerat deutlich sichtbar ist.
- Fig. 6. Autoplastische Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 180° bei *Lumbricus rubellus*. Regeneration eines Kopfes an der Vereinigungsstelle (Versuch Nr. 173).
- a. Der Wurm in natürlicher Größe von der Seite gesehen. (Die Borsten sind in der Figur weggelassen worden.)
 - b. Derselbe Wurm bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10) von der Seite gesehen. Das Regenerat zählt sieben bis acht Segmente mit mehrfachen Anomalien. Der Kopf sitzt der Ventralseite des Schwanzstückes auf.
- Fig. 7. Autoplastische Vereinigung zweier Theilstücke in normaler Stellung zu einem »bedeutend verkürzten« Wurm bei *Allolobophora terrestris*. Dorsale Ansicht. (Versuch Nr. 286.) — Natürliche Größe.
- Fig. 8. Autoplastische Vereinigung zweier Theilstücke unter Winkelbildung bei *Lumbricus rubellus*. Dorsale Ansicht. (Versuch Nr. 169.) — Natürliche Größe.

- Fig. 9. Homoplastische Vereinigung dreier Theilstücke in normaler Stellung bei *Allolobophora terrestris*. Alle drei Theilstücke sind verschiedenen Individuen entnommen. Dorsale Ansicht. (Versuch Nr. 118.) — Natürliche Größe.
- Fig. 10. Heteroplastische Vereinigung zweier Schwanzstücke in normaler Stellung (*Allolobophora terrestris* mit *Allolobophora cyanea*). Beiden Theilstücken waren bei der Operation die ersten acht Segmente entfernt worden. Dorsale Ansicht. (Versuch Nr. 174.) — Natürliche Größe.
- Fig. 11. Homoplastische Vereinigung zweier Kopfstücke in normaler Stellung bei *Allolobophora terrestris*. Jedes Theilstück umfasst etwa das vordere Körperdrittel eines Wurmes. Dorsale Ansicht. Natürliche Größe. (Versuch Nr. 153.)
- Fig. 12. Darstellung eines Ringes aus zwei vereinigten Schwanzstücken. Die Vereinigung ist eine homoplastische in normaler Stellung. *Allolobophora terrestris*. (Versuch Nr. 163.)
- a. Totalansicht des Ringes bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10). α Stelle der ersten Operation (Vereinigung der oralen Pole). Beide Theilstücke entbehren der ersten sechs Segmente. α Stelle der zweiten Operation (Vereinigung der aboralen Pole). Beide Theilstücke entbehren ca. ihrer beiden letzten Körperdrittel. Das eine Theilstück des Ringes zählt so nur 28, das andere 25 Segmente. Dorsale Ansicht des mäßig kontrahierten Ringes.
 - b. Vereinigungsstelle der oralen Pole bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10) von oben und etwas von der Seite gesehen in ausgestrecktem Zustand. Es soll die Neubildung von Segmenten an der Vereinigungsstelle gezeigt werden.

Tafel VII.

- Fig. 13. Homoplastische Vereinigung zweier Schwanzstücke in normaler Stellung. *Allolobophora terrestris*. Beiden Theilstücken waren bei der Operation die ersten acht Segmente entfernt worden. Regeneration eines Kopfes an der Vereinigungsstelle. (Versuch Nr. 67.)
- a. Die Vereinigungsstelle des Wurmes bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10) 35 Tage nach der Operation. Erste Anlage des Kopfes als kleine Erhebung an der Ventralseite der Theilstücke. Seitliche Ansicht.
 - b. Derselbe Wurm nach 3 Monaten 10 Tagen. Der neugebildete Kopf zählt fünf Segmente und sitzt an der Ventralseite der Theilstücke. Seitliche Ansicht. Lupen-Vergrößerung LEITZ 10.
- Fig. 14. Homoplastische Vereinigung zweier Schwanzstücke in normaler Stellung bei *Allolobophora terrestris*. Beiden Theilstücken war bei der Operation das vordere Körperdrittel entfernt worden. Regeneration eines Kopfes an der Vereinigungsstelle. Derselbe tritt seitlich hervor und zählt auf der einen Seite sechs, auf der anderen zwölf Segmente. Dorsale Ansicht. (Versuch Nr. 285.) Lupen-Vergrößerung LEITZ 10.
- Fig. 15. Homoplastische Vereinigung zweier Schwanzstücke in normaler Stellung bei *Allolobophora terrestris*. Beiden Theilstücken waren bei der Operation die ersten acht Segmente entfernt worden. Regeneration zweier Köpfe an der Vereinigungsstelle. (Versuch Nr. 67.)
- a. Die Vereinigungsstelle des Wurmes bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10) 51 Tage nach der Operation. Erste Anlage der beiden Köpfe an der Ventralseite.

- b. Die Vereinigungsstelle desselben Wurmes 3 Monate nach der Operation. Die beiden Köpfe haben fast die Größe eines normalen Kopfes erreicht und stehen an der Ventralseite in dorsoventraler Richtung neben einander. Die Zahl der Segmente der Regenerate ist 5 resp. 6. Seitliche Ansicht.
 - c. Vereinigungsstelle desselben Wurmes 3 Monate nach der Operation von der anderen Seite.
- Fig. 16. Darstellung eines doppelschwänzigen Wurmes. Homoplastische Transplantation bei *Lumbricus rubellus*. Das Seitenstück entbehrt der ersten 20 Segmente. Der Darm des Hauptstückes ist nicht verletzt. Gabelung in der Frontalebene. Dorsale Ansicht. Natürliche Größe. (Versuch Nr. 185.)
- Fig. 17. Darstellung eines doppelköpfigen Wurmes. Homoplastische Transplantation bei *Lumbricus rubellus*. Das Seitenstück besteht aus dem ersten Körperdrittel eines Wurmes. Darm des Hauptstückes nicht verletzt. Gabelung in der Frontalebene. Dorsale Ansicht. Natürliche Größe. Versuch Nr. 184.)
- Fig. 18. Partie aus der Mitte des Körpers einer *Allolobophora foetida* mit einer an der Ventralseite gelegenen Neubildung (partielle Doppelbildung des Schwanzes) bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10). Die Neubildung zählt 30 Segmente. Ansicht seitlich und etwas ventral.
- Fig. 19. Doppelbildung des Kopfes bei einer *Allolobophora terrestris* durch abnorme Regeneration. Dem Wurm waren die 16 ersten Segmente abgeschnitten worden.
- a. Seitliche Ansicht des Vorderendes des Wurmes bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10). Man sieht, dass die beiden Köpfe nur der ventralen Hälfte des Querschnittes des Wurmes aufsitzen, während die dorsale Hälfte frei ist. Ferner bemerkt man, dass die Kopfgenerate in der Frontalebene neben einander liegen.
 - b. Ventrale Ansicht des Vorderendes desselben Wurmes bei derselben Vergrößerung. Die Regenerate bilden nicht genau eine Fortsetzung der ventralen Medianlinie, sondern erscheinen etwas nach links verschoben. Der links gelegene Kopf ist etwas größer und zählt an der Ventralseite (inkl. Basalstück) sechs Segmente. Der kleinere Kopf zählt (inkl. Basalstück) sieben Segmente. Die beiden Köpfe stehen in einem rechten Winkel zu einander.
- Fig. 20. Parallelvereinigung zweier Thiere (*Allolobophora terrestris*). MORRENSCHER Versuch. Die Thiere sind in der vorderen Körpergegend mit ihren Seiten vereinigt. Es hat sich ein ziemlich umfangreiches Narbengewebe entwickelt, welches z. Th. schon segmentirt ist. Dorsale Ansicht. Natürliche Größe. (Versuch Nr. 269.)
- Fig. 21. Heteroplastische Transplantation eines nur wenige Segmente zählenden Theilstückes von *Lumbricus rubellus* auf *Allolobophora terrestris*. Die Farbe des sechs Segmente zählenden kleinen Theilstückes ist etwas heller als die des großen Komponenten. Die Segmentgrenzen des ersteren markiren sich als helle Streifen. Das kleine Theilstück bildet nicht die Fortsetzung der Längsachse des großen Stückes, sondern krümmt sich zuerst nach links, um sich dann mit seiner Spitze wieder in die Richtung der Längsachse einzustellen. Dorsale Ansicht des ausgestreckten Thieres bei Lupen-Vergrößerung LEITZ 10. Versuch Nr. 51.)

Fig. 22. Homoplastische Transplantation eines nur drei Segmente zählenden Theilstückes bei *Allolobophora terrestris*. Das kleine Theilstück stammt aus der hinteren Körperpartie eines Wurmes, das große entbehrt seiner vier ersten Segmente. Aus der Verschiedenheit der Körpergegenden der Theilstücke erklärt sich ihre differente Färbung. (Versuch Nr. 154.)

- a. Die Vereinigungsstelle des Thieres bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10). Dorsale Ansicht 4 Wochen nach der Transplantation. Die orale Wundfläche des kleinen Theilstückes hat ein hell gefärbtes Regenerat von acht Segmenten gebildet.
- b. Derselbe Wurm in derselben Ansicht 14 Tage später. Das Regenerat hat an seinem oralen Ende ein zweites Regenerat von 37 Segmenten gebildet, so dass das ganze Thier nunmehr aus vier in Größe und Farbe sich abstufoenden Abtheilungen besteht.

Fig. 23. Vorderende eines *Lumbricus rubellus* mit »abnormem Regenerat« bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10), von der Ventralseite gesehen. Auf die Querschnittsfläche des seiner fünf ersten Segmente beraubten Wurmes war ein Stück der Leibeswand eines anderen Wurmes transplantiert worden. Dasselbe wurde aber abgestoßen, und es bildete sich ein höchst abnormes Regenerat. (Versuch Nr. 183.)

Fig. 24. Heteroplastische Transplantation eines Stückes der Leibeswand einer *Allolobophora terrestris* auf die orale Querswunde eines seines vorderen Körperdrittels beraubten *Lumbricus rubellus*. Die Stellung des zwölf Segmente zählenden transplantierten Stückes auf der Wunde ist eine senkrechte, seine Segmente sind fächerförmig angeordnet und lassen eine Borstenreihe erkennen. Dorsale Ansicht bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10). (Versuch Nr. 168.)

Fig. 25. Heteroplastische Transplantation eines Stückes der Leibeswand einer *Allolobophora terrestris* auf die orale Querswunde eines seiner fünf ersten Segmente beraubten *Lumbricus rubellus*. Die Stellung des sechs Segmente zählenden transplantierten Stückes auf der Wundfläche war eine senkrechte. Die Figur zeigt das Thier bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10) dorsal und etwas von der Seite gesehen 2 Monate nach der Operation. Das transplantierte Stück ist in die Höhe gehoben worden, und es hat sich ein Kopfregenerat gebildet, dessen Dorsalseite sieben, die Ventralseite zwölf Segmente zählt. Das transplantierte Stück sitzt wie ein emporgehobener Deckel als dunkel gefärbtes Kugelsegment auf dem Regenerat. Es ist zu bemerken, dass die Segmentgrenzen beider z. Th. in einander übergehen. (Versuch Nr. 183.)

Fig. 26. Heteroplastische Transplantation eines Stückes der Leibeswand einer *Allolobophora terrestris* auf die orale Querswunde eines seiner fünf ersten Segmente beraubten *Lumbricus rubellus*. Letzterer besitzt in seinen beiden ersten Segmenten (also dem sechsten und siebenten des intakten Wurmes) eine Spirale von einer Tour. Dieselbe beginnt und endet rechtsseitig (Fig. 26a). Die Stellung des transplantierten Stückes *t* war (in Bezug auf seine Segmentgrenzen) eine horizontale. Die beiden Figuren zeigen die Transplantationsstelle bei Lupen-Vergrößerung (LEITZ 10) von der Seite. Das transplantierte Stückchen ist von einem linksseitig drei Segmente zählenden Regenerationsgewebe (*r*) von der ursprünglichen Wundfläche abgehoben worden und es hat sich an seinem ventralen Rand ein abnormes

Kopfgenerat gebildet. Dasselbe besteht aus vier bis fünf Segmenten. Das Kopfsegment ist zweizipfelig. (Versuch Nr. 183.)

a. Das Thier von der rechten Seite gesehen.

b. Dasselbe Thier von der linken Seite gesehen.

Fig. 27. Heteroplastische Transplantation eines Stückes der Leibeswand von *Allolobophora cyanea* auf eine seitliche Wunde bei *Lumbricus rubellus*. Man sieht deutlich den Farbenunterschied der Theilstücke. Die Segmentgrenzen zeigen Übergänge zwischen beiden Komponenten. Dorsale Ansicht. Natürliche Größe. (Versuch Nr. 223.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	419
Material und Methoden	421
1. Material und Methodik der Zusammensetzung	421
2. Haltung der operirten Würmer	428
Anhang I. Einige Beobachtungen über die Autotomie bei Regenwürmern	430
Anhang II. Beobachtungen betreffend die Lebensenergie der Regenwürmer	435
Eintheilung der Transplantationen	439
A. Vereinigung von Körperteilen mit selbständiger Existenz- und Regenerationsfähigkeit	442
1. Vereinigungen ungleichnamiger Theilstücke	442
a. Vereinigung zweier Theilstücke in normaler Stellung	442
α. Auto- und homoplastische Vereinigungen	442
β. Heteroplastische Vereinigungen	449
b. Vereinigung zweier Theilstücke unter geringer Längsdrehung	454
c. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 90°	456
d. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 180°	461
e. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem »verkürzten« Thier	467
α. Thiere ohne Geschlechtsorgane	468
β. Thiere ohne Clitellum	472
γ. »Bedeutend verkürzte Thiere« ohne Geschlechtsorgane und Clitellum)	473
f. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem »verlängerten« Thier	475
g. Vereinigung zweier Theilstücke mit schiefer Schnittfläche	477
α. Vereinigung zweier »gleichsinnig schiefen« Wundflächen (Darstellung von normal gestalteten Individuen)	479
β. Vereinigung zweier »entgegengerichtet schiefen« Wundflächen (Winkelbildung)	481
h. Vereinigung dreier Theilstücke	485
i. Darstellung eines Ringes aus einem Stück	497
2. Vereinigungen gleichnamiger Theilstücke	489
a. Vereinigung zweier oraler Pole (Transplantation zweier Schwanzstücke	490

	Seite
b. Vereinigung zweier aboraler Pole (Transplantation zweier Kopf- stücke)	504
c. Darstellung eines Ringes aus zwei vereinigten Schwanzstücken	507
3. Pfropfung von Theilstücken in senkrechter Stellung zur Längsachse eines anderen vollständigen Individuums	511
a. Transplantation eines Schwanzstückes	512
α. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene)	512
β. Ventrale und dorsale Pfropfung (Gabelung in der Sagittal- ebene)	516
b. Transplantation eines Kopfstückes	522
Anhang: Doppelmissbildungen bei Lumbriciden	523
4. Parallelvereinigung zweier Individuen (MORREN'scher Versuch) . .	541
B. Transplantation von Körpertheilen ohne selbständige Existenzfähigkeit auf solche mit dieser Eigenschaft	544
1. Transplantation von Theilstücken, bestehend aus wenigen Segmenten	544
2. Transplantation von excidirten Stücken der Leibeswand	551
a. Transplantation eines Stückes der Leibeswand auf eine Quer- wunde	552
b. Transplantation eines Stückes der Leibeswand auf eine Längs- wunde mit Substanzverlust	557
Litteraturverzeichnis	559
Erklärung der Abbildungen	564

Regeneration in *Allolobophora foetida*.

By

T. H. Morgan.

With plate VIII.

Eingegangen am 31. Mai 1897.

In a preceding paper I have tried show that when one, two, or three segments are cut off from the anterior end of *Allolobophora foetida*, the same number is generally regenerated in a relatively short time. When four segments are removed, generally three, sometimes four new segments appear: when five segments are cut off three or four regenerate as a rule, and only occasionally do five come back. When more than five segments are cut off, sometimes five, generally less than five reappear.

In the same series of experiments I found that posterior to the twelfth segment, the regeneration of the anterior end seldom occurs. Worms that have lost more segments than this number may live for some time: the wound heals up and even an anterior opening forms, but sooner or later the majority of these die. Occasionally remarkable exceptions are found: one worm that had lost nineteen segments regenerated four or five new ones, another that had lost about thirty or forty anterior segments regenerated three new ones: and still another worm, from which thirty-five to forty segments had been cut off, regenerated fifteen or more new anterior segments.

In regard to the power of regenerating posteriorly it was found that only a relatively short anterior region does not seem to possess this property. It was also found that the length of life in the small anterior pieces is, in general, in proportion to their length. Pieces containing only a few segments soon die: those with more segments live longer: »No cases of survival of as few segments as fifteen

were ever found.* One anterior piece containing twenty-four segments regenerated posterior segments. From these results it seemed apparent that there is a small anterior region of the worm that is incapable of regenerating the posterior end, although this same region regenerates readily the anterior end, if this is removed. The question at once arose; is this lack of power to regenerate posteriorly due only to the small size of the piece? During the last two years I have made a series of experiments to determine this point.

The longer I have studied the process of regeneration in these worms, the more evident it has become, that a very large number of worms must be used if the results are to have any general bearing; for it is soon found that what ninety-nine worms do not seem able to do, the hundredth worm can do. In the following pages I have added a large number of records to those of my earlier account, and by making new experiments I have arrived at more general conclusions than could be reached from the earlier experiments. Soon after the appearance of the paper referred to above, HESCHELER published the results of a large number of experiments that he had carried on during the same time that I had been at work. In all essential points our results are in agreement, and since HESCHELER worked on a number of other species of earth-worms as well as on *A. foetida* his results show that the phenomena just stated are quite general in the group of terri-colous *Oligochaeta*.

I.

A number of preliminary experiments were first made in order to obtain further data as to the size of the anterior pieces that can regenerate posteriorly. In the following table there are records of sixty anterior ends containing 15, 20, and 25 segments.

Table I.

No. of Segm. 15 No. of pieces	No. of Segments 20 No. of pieces	No. of Segments 24 No. of pieces	Dates
15	25	20	Nov. 9
9	8	16	Nov. 23
3	8	16	Dec. 7
3	6	14	Dec. 31
2	6 Three regenerating posteriorly	13 Five regenerating posteriorly One of these with double tail	Jan. 24
0	2 One regenerating posteriorly	9 Five regenerating posteriorly (Fig. 1)	Feb. 29

None of the fifteen pieces (of fifteen segments each) regenerated posteriorly. Three of twenty-five pieces (of twenty segments each, regenerated long posterior ends, and five of twenty pieces (of twenty-four segments each) developed posteriorly. In all, therefore, only eight of these sixty pieces developed, and then only after two months and a half.

II.

The following table gives the results of experiments made to determine whether the smallness of the anterior pieces could account for their lack of power to regenerate posteriorly. A short piece was first cut from the anterior end of the worm, and then a few of the anterior segments were cut off from the piece itself. I hoped that such short pieces, that do not have the power of regenerating posteriorly, might still be able to replace the anterior segments.

Table II.

Seg-ments	No. of pieces	Dates	Seg-ments	No. of pieces	Dates
3-15	25	March 20	4-16	50	April 1
	2 Regenerated anterior end	April 1		6 All regenerated anteriorly	April 20
	0	April 20		3 All regenerated anteriorly	May 13
3, 4, 5-10	25	March 20			
	2 Regenerated anterior end	April 1	7-20	30	April 1
	2 Regenerated anterior end (Fig. 3, 4)	April 20		8 All regenerated anteriorly	April 20
4-13	10	Jan. 27		8 All regenerated anteriorly (Fig. 5, 6, 7)	May 13
	2 One regenerated anteriorly & posteriorly (?)	March 2	7-30	25 (?)	Nov. 9
	0	March 28		6	Nov. 23
4-15	10	Jan. 27		5	Dec. 7
	1 Begins to regenerate anteriorly	March 2		5 All regenerating anteriorly and one also posteriorly	Dec. 31
	0	March 28	7-30	15	Nov. 12
4-20	15	Jan. 27		5	Nov. 23
	1 Begins to regenerate anteriorly	March 2		5	Dec. 7
	1 Regenerated anter.	March 28		5 Three regenerating anteriorly (Fig. 8) One regenerating anteriorly & posteriorly	Dec. 31
2-9	25	Jan. 27			
	0	March 2	3, 7-15	13	Jan. 23
3-20	26	March 20		0	March 2
	0	April 1	3, 7-15	12	Jan. 27
7-20	25	March 20		0	March 2
	1	April 1	9-30	20	Jan. 27
	0	Later		0	March 2
3-10	50	April 1	15-30	12	Jan. 27
	2 One regenerated anteriorly	April 20		0	March 2
	0	May 13	15-30	14	Jan. 23
				0	March 2

The preceding table shows conclusively that short pieces of the anterior end, that do not regenerate posteriorly, can still regenerate when a few segments are cut off from the anterior end. It is noticeable also that they do this very quickly. Two pieces (3—10 segments inclusive) began to regenerate anteriorly in twelve days, although the entire piece contained only eight segments. In another case (4—15 segments) the anterior segments began to regenerate in twelve days. In a third case (4—13 segments) it is seen that one piece seemed to have also begun to regenerate at the posterior end.

In this table there are records of 402 pieces and although 81 of these were cut off as far back as the twentieth segment, and 86 at the thirtieth segment, yet only three of these pieces regenerated posteriorly. One of these pieces had been cut off at the thirteenth segment. These results, combined with those of my previous account leave little doubt that the more anterior pieces regenerate posteriorly only with great difficulty if at all. It seems very unlikely that a piece containing twelve or less segments can regenerate posteriorly at all, although such short pieces may still regenerate anterior segments very quickly if the anterior end has been cut off from such a piece.

In another series of experiments, I went over the ground of my earlier work in order to obtain more data in regard to regeneration anteriorly when a definite number of segments has been removed. The following table gives the results from 115 posterior pieces from which 7, 15, 20, 24, 25, and 30 segments had been cut off.

Table III.

No. of segments cut off 7	No. of segments cut off 15	No. of segments cut off 20	Dates
No. of worms	No. of worms	No. of worms	
10	30	25	Nov. 9-12
10	19	21	Nov. 23
10	15	20	Dec. 7
10 All regenerated anter.	12	18	Dec. 31
10 All regenerated anter.	8 Seven regenerated anteriorly	18 Three regenerated anteriorly	Jan. 24
10 All regenerated anter.	7	16	Feb. 29
	1 Regenerated anteriorly	13 Six regenerated anteri- orly Seven not regenerated	May 13

No. of segments cut off 24 No. of worms	No. of segments cut off 25 No. of worms	No. of segments cut off 30 No. of worms	Dates
20	15	15	Nov. 9
17	9	15	Nov. 23
15	9	15	Dec. 7
11	6	14	Dec. 31
8 Two regenerating anteriorly	4 Two begin to regenerate	11 Begin to regenerate anteriorly	Jan. 24
6	3 Three regenerated im- perfectly	10 Eight with anter. ends. One with many anterior segments One not regenerated	Feb. 29
1 Another regenerating anteriorly	2 One regenerated imper- fectly One small anterior end.	8 Six regenerated anteri- orly Two not regenerated	May 13

In this table we see that after seven anterior segments were cut off (from ten worms) an anterior end of fewer segments regenerated in 48 days: that after fifteen anterior segments were cut off (from thirty worms) seven worms regenerated anterior ends in 76 days: that after twenty segments were cut off (from twenty-five worms) six regenerated in 76 days: that after 24 segments were cut off (from twenty worms) two regenerated in 76 days: that after twenty-five segments were cut off (from fifteen worms) two had begun to regenerate in 76 days: and that after thirty segments had been cut off (from fifteen worms) at least ten worms regenerated in 76 days. Thus out of about 115 worms operated upon, only 37 regenerated anteriorly and most of the worms died without having produced an anterior end. If we compare the records of the first part of this table with those of the latter part, we see that when more segments than fifteen are cut off, only a very small percentage of the worms regenerate anteriorly. We see moreover, that when only seven segments were cut off, the anterior end regenerated more rapidly (in 48 days) than when more segments were cut off (76 days).

IV.

In order to determine more fully the power of regeneration of different regions, twenty-five worms were cut up into pieces of about ten to fourteen segments each. First the posterior ends (containing ten to twelve segments) were cut off, then the same number of segments anterior to the last, etc., until each worm had had five pieces cut off. In all, each worm lost about fifty-five segments, the last

cut being in most cases just behind the girdle. The twenty-five pieces from the same region were kept together under the same conditions. The following table gives the history of the pieces. No. I is the posterior end, No. II, the segments just in front of the last, etc.

Table IV.

No. I 10—12 segm.	No. II 10—12 segm.	No. III 10—14 segments	No. IV 10—14 segments	No. V 11—14 segments	Dates
25	25	25	25	25	Nov. 25
15	7	7 Three regenerat. posteriorly	6 Five(?) regenerating posteriorly	5 One regenerating posteriorly	Jan. 2
12	4	7 Two regenerating posteriorly	Three regenerating posteriorly 6 One of these rege- nerating anteriorly	Two regenerating posteriorly 5 One regenerating anteriorly	Feb. 23
12	4	7 Two regenerating posteriorly	6 Four regenerating posteriorly	5 Five regenerating posteriorly	Jan. 26
8	2	4 Three regenerat. posteriorly	2 Two regenerating posteriorly	Four regenerating posteriorly 5 One regenerating anteriorly	Mrch. 15
3	0	1 Not regenerated	1 One regenerating posteriorly	Three regenerating posteriorly 4 One regenerating at both ends	Apr. 12

This table adds several points of interest to the preceding records. None of the posterior ends (No. I) regenerated anteriorly, although three of these lived for 139 days. It is surprising that none of the next pieces (No. II) regenerated posteriorly although some of these pieces lived much longer than the time it took more anterior segments to regenerate. The tables that follow show that such pieces may after a long time regenerate posteriorly, but only a very few pieces in any lot seem to do this, and then only after a long time¹⁾. It is all the more surprising therefore, to see that the segments (No. III) just in front of the last, regenerate quite quickly the posterior end. In No. IV we see that one piece after ninety days had begun to regenerate anteriorly also. Similarly in No. V a piece began to regenerate anteriorly.

The number of worms used for this table (25) is too small, perhaps, to warrant any detailed comparisons between the different regions. The following statements may however, be made with some

¹⁾ This result may be connected with the size of the piece because when whole worms are used the posterior end regenerates rapidly.

degree of certainly. The ten to twelve posterior segments do not even after a long time seem to be able to regenerate anteriorly, and the same statements applies to the segments (No. II) just in front of these.

Two other experiments were made to test further the power of regeneration of the most posterior segments. In this table only the last segments of the body (No. I) and the segments just in front of these (No. II) are described.

Table V.

No. I. Posterior end 7—11 segments No. of worms	No. II. Anterior to last 7—11 segments No. of worms	Dates
47	48	Dec. 18
33	29	Jan. 2
26	?	Jan. 26
11	12	Feb. 23
11	8 Three regenerat. posteriorly	March 15
5	1 Regenerating posteriorly	April 12

7—9 segments No. of worms	6—10 segments No. of worms	Dates
26	25	Nov. 3
7	?	Dec. 10
7	7	Jan. 2
2	4	Jan. 24

This table shows that not one of seventy-three posterior pieces (No. I) regenerated anteriorly. Moreover, none of these segments added any new segments to their posterior end. Five of these pieces containing from seven to eleven segments lived nearly four months, but showed no signs of regeneration. The table also shows that only three of the more anterior pieces (No. II) out of seventy-three developed new segments at the posterior end, and none at the anterior end. The number of records in the two preceding tables is sufficient, I think, to show that the lack of power of the pieces next to the posterior end (No. II) to regenerate posteriorly, does not depend on the length of life of the piece, for such pieces in some cases live longer than the time required by pieces still further forward to develop posteriorly. This point must be further studied.

It would be interesting to see whether the lack of power of regeneration in these pieces is due to the smallness of the piece or to some other condition.

VI.

Another series of experiments were made with longer pieces of worms to see whether the size of the piece had any effect on the rate of regenerating posteriorly. The experiment shows that a long middle piece that has lost some of its anterior segments can regenerate posteriorly at the same rate as a middle piece that has not had the anterior end cut off.

A short piece¹⁾ of the posterior end was cut off from five worms (Oct. 22). In less than a month a new tip measuring three to six mm. had appeared. Ten other worms had the posterior end cut off in the same way, and the anterior end was also cut off in front of the girdle. After a month these pieces had regenerated a posterior end about three mm. long, and in twenty days more the regenerated part measured six mm.

Ten worms were cut in two in the middle of the body (some distance behind the clitellum), (A), and ten other worms operated on in the same way at the same time had also the anterior end cut off in front of the girdle, (B). From the posterior end of (A) a new regenerated part appeared that at the end of a month measured about four to six mm. Such a piece was longer and better developed than those in the preceding experiment in which only the tip of the tail had been cut off. From the posterior end of the worms in (B) a regenerated portion appeared only a little smaller than in A. After some time long new posterior ends developed in both (A) and (B). On the whole there did not seem to be much, if any, difference in regard to the rate of development of pieces that had the anterior end entire, and those that had lost a portion of the anterior end. There is so much individual difference in the sizes of the new part in worms of the same lot that it is not safe to make very exact comparisons. It was noticed in this experiment that sometimes the newly segmenting part was thick from above down and from side to side, while in other cases the new part was quite thin. My experiments are not sufficiently numerous to show under what circumstances the one or the other sort of growth takes place. It may be that the extent of the region that first begins to regenerate

¹. Unfortunately the number of segments removed was not recorded.

may determine whether a thick or a thin mass is at first formed, and that this determines whether a large or small part will form from the part first laid down.

VII.

KORSCHOLT has published the results of experiments of his student E. JOEST in grafting together pieces of different worms and even pieces of worms of different species. I have made a series of experiments to see how regeneration takes place in pieces that have been united in this way. If, for instance, two posterior ends are united (Fig. 21), and then later a portion of one of these ends be cut off, will a new head or a new tail regenerate? Under ordinary circumstances a new tail would appear from such a piece, but since the double piece has already one tail and obviously needs a new head, it seemed worth finding out whether a new head would appear. Conversely if two anterior ends are united, and then a portion of one of these be cut off, will a new head or a new tail appear?

The worms were slowly anaesthetised with chloroform under a large bell jar. They were then each cut in two with a pair of small, sharp scissors, and the cut ends immediately sewed together with fine silk thread. Although *Allolobophora foetida* is a small worm yet if a very small needle¹⁾ and fine strands of silk thread are used it is possible with a little practice to quickly sew the pieces together. Short pieces of silk thread with a needle at each end were used and the worms united, by two or three threads. If posterior ends are to be united, they may be held by two threads on opposite sides. JOEST found it very difficult to keep anterior ends united, and I have had the same experience. I hoped by cutting off the more anterior segments containing the brain that such pieces would not pull apart, but in every case the worms separated sooner or later. Twenty-two posterior ends were sewed together in pairs. Of these, eleven pairs, five remained united. In most cases one of the ends had a posterior part cut off at the time of the operation: in other cases the part was cut off after the pieces had grown together. The result was the same in all cases (Fig. 22): a new posterior end regenerated from the cut surface. This is perhaps, what we should have anticipated. but I was not without hope that since the pair had already one

¹⁾ SMITH's No. 12.

posterior end and anus a new head might appear, as it alone was needed to make a complete (?) worm.

On second thought it seemed that this experiment was insufficient to settle the question involved because the posterior region, in which the regeneration took place, very rarely gives rise to a new head even from the anterior end of a posterior piece. It seemed, therefore, necessary to unite the worms very near to the anterior ends, and then to cut off one of the ends very near to the region of union. Here, then, the exposed surface is through a region that can not develop a tail and that can develop a head, at least it can do so when the exposed surface is at the anterior end of a piece. In only one case out of a number did I succeed in keeping two such pieces united. The worm is living at the present time. The anterior piece consists of seven segments, but has not regenerated. It is carried around on the anterior end of the longer piece (Fig. 23). The longer piece has not itself regenerated: the presence of the short piece has prevented, apparently, the formation of a new anterior end.

VIII.

RIEVEL has recently published an account of what he calls the regeneration of the fore-gut and hind-gut of some annelids. RIEVEL shows that a short time after cutting a worm in two the ectoderm grows over the cut end, the endodermal tube closes up, and the mesoderm may insert itself between endoderm and ectoderm. After some hours or days the blind end of the digestive tract pushes out toward the covering of new ectoderm and breaks through it. The endodermal tube opens, and its ends fuse with the ectoderm establishing a new ›mouth‹ or ›anus‹. Since the ectoderm does not turn in at the open end, RIEVEL claims that the ›fore gut‹ and the ›hind gut‹ are formed in the ›regenerated‹ worm from endoderm. RIEVEL's conclusion is evidently based on his peculiar idea of the regenerative process in annelids. The fistula-like openings that he describes are considered equivalent to mouth and anus, because through the one opening food-matter is taken in, and through the other waste matter is ejected. That such openings are present in some cases is, I believe, true, but RIEVEL's attempt to compare the tube that leads from them with the real fore-gut and hind-gut seems to me unfortunate. If such worms are kept a much longer time, than RIEVEL seems to have kept them, there sets in, in some of the pieces, a regenerative process like that which takes place in

other animals. New material forms at the cut end, the new part becomes split up into metameres and a brain forms at the tip of the new piece! This latter process is what is generally called regeneration, but RIEVEL makes no distinction between this process and that described by him, and even proceeds to question the results of other writers (e. g. H. RANDOLPH) whose statements obviously apply to the real regenerative process. The very fact of the absence of a brain in pieces that have lost the anterior end, and the subsequent formation of the brain in the new part after the process of regeneration has finished demonstrate, I think, that this latter process is the real regenerative one. RIEVEL's criticism of HESCHELER's work too, is based almost entirely on RIEVEL's own idea of the regenerative process. For instance he says: »Auch die Regeneration des Hinterendes war an eine bestimmte Anzahl von Segmenten nicht gebunden; ich habe die Neubildung des Afters selbst bei Kopfstücken gefunden, die nur aus 7 bis 8 Segmenten bestanden, wohingegen HESCHELER angiebt, dass Stücke, die aus den ersten 15 Segmenten bestanden, meistens innerhalb der ersten Woche abstarben, einige lebten wohl 36—40 Tage, ohne aber ein Zeichen von Regenerationserscheinungen zu äußern.« In other words RIEVEL contrasts here his own results with HESCHELER's on the basis of RIEVEL's own idea of regeneration, while it is obvious that HESCHELER interprets the process in a different way: i. e. that he takes the usual point of view in regard to the matter. The results that I have given in this account agree completely in all essential points with the statements that HESCHELER has made, and are also in agreement with my earlier results. So far as they add to previous results they show that after a long time regeneration may take place in pieces that have lost many anterior segments, and that such cases of regeneration are not so infrequent as HESCHELER and I had believed. Finally I have made sections of the several of the pieces whose records are given in the preceding tables. In some of these pieces I find the anterior and posterior ends of the digestive tract open: in other pieces one or the other end may be closed over. The anterior end of some pieces that had been kept for 138 days was still closed. In some cases it appears that a new head or posterior end may regenerate, and the digestive tract still remain during the whole time open to the exterior. Whether in those cases where the end is closed at first a new opening is formed before or during the period of regeneration, I do not know.

IX.

Conclusions.

There is a small anterior region of the worm that regenerates a new anterior end quickly when it has been cut off. Beyond that region the regeneration takes place less often and only after a long time. In general the further posterior the worm has been cut in two, the longer it takes the posterior piece to regenerate anteriorly, and the fewer the pieces that succeed in regenerating.

A somewhat similar relation is found in regard to the regeneration of the posterior end although the possibility of regenerating this part extends over a much greater length of the worm. Only the more anterior segments seem to be incapable of regenerating posteriorly.

The point of special interest in the preceding results is found in the length of time required for the regeneration of a given part. When a few anterior segments (1—4) are cut off, they regenerate very soon (and in the same number), when more segments are cut off a much longer time elapses before the process begins, and beyond the twentieth to the thirtieth segment a very long time is necessary before the pieces begin to regenerate. Yet, these same regions that develop only after a long time an anterior end, can regenerate posteriorly very quickly. The most surprising result is, I think, that small anterior pieces that are incapable of regenerating posteriorly, can still regenerate very quickly the anterior end. This shows two important things: (1) That the lack of power (to regenerate posteriorly) of these anterior pieces does not depend directly on the size of the piece (2) that a small piece can regenerate as quickly in a certain direction as a large piece.

This last experiment illustrates also another point. The degree of complication of a part need not bear any relation to its power of regeneration, for the more complicated anterior end can develop in a piece that is incapable of regenerating the posterior end.

We see also a tendency in the pieces to regenerate only the parts that are lost. If a few segments are cut from the anterior or posterior ends, the same number generally comes back. This same tendency is seen also in pieces cut from the middle of the worm. Such pieces tend to reproduce sometimes the missing anterior and posterior segments. It is as though the piece remembered the part to which it belonged and tried to reproduce itself in such a way

that it will come to occupy the same position in the new worm. Perhaps this might be stated more simply if we said, that the exposed surface tends to regenerate all the structures that lie in front of or behind it in the normal worm.

Why does it take a piece longer to begin to regenerate the head, the farther the cut surface is from the anterior end, and conversely, why does it take longer for a small anterior piece to regenerate posteriorly the nearer the cut surface to the anterior end? If the pieces are capable of regenerating at all, — and the experiment shows that some of them can regenerate after a long time, — why do they not do so at once? This result shows, I think, how insufficient is the not uncommon assumption of ›reserve‹ cells that are made to account for the phenomena of regeneration. WEISMANN has even gone so far as to assume that there may be reserve cells of such a sort that they have the power to regenerate in one direction, but not in another. Even such an arbitrary assumption as this is insufficient to explain the delay in the power to regenerate at certain times.

The fact that a given region can begin to regenerate in one direction almost at once and in the other direction only after a long time, and that this power is connected with the distance of the cut surface from the anterior (or posterior) end, shows, I think, that we are dealing here with something that is connected with the organization of the worm itself. Perhaps for want of a better expression, we might speak of the cells of the worm as containing a sort of stuff that is more or less abundant in different parts of the body. The head stuff would gradually diminish as we pass posteriorly, and the tail stuff increase in the same direction. We should also think of this stuff in the cells as becoming active during regeneration. Where there is much of the head stuff, the cells can start sooner to regenerate anteriorly: where there is less it must increase first to a certain amount or strength before the part can begin to regenerate. I do not pretend that this explains anything at all, but the statement covers the results as they stand. It serves also to indicate that the explanation is not a question of ›reserve cells‹ or the results of more or less differentiation of the parts, — at least, not a differentiation of cells in the usual sense of the word. Further, the term polarization does not express what I mean for what I wish to indicate, is not that the anterior end of a posterior piece always regenerates an anterior end but that the cells contain a stuff that is more or less

abundant in a given region. We must even imagine that in certain regions there is an overlapping of stuffs.

The power to regenerate is, in some cases, of the greatest use to an animal since it enables the animal, if injured, to reproduce the lost parts. It is, therefore, surprising to find the phenomenon of regeneration almost entirely neglected by the advocates of the theory of natural selection. DARWIN scarcely alludes to the matter and most of his followers make little or no reference to the subject. WEISMANN, however, in his recent book on the Germ Plasm has opened up the question. A quotation will serve to show how successfully he has treated the matter from the selectionists' stand-point. »The power of regeneration in any particular part cannot depend only on the conditions which exist as regards the species under consideration: it must also be due to arrangements for regeneration which have been transmitted by the ancestors of the species. Leaving the question aside, and regarding the power of regeneration as merely depending in each individual case on adaptation, we should arrive at some such conclusion as the following: — the provision of the cells of a certain part with supplementary determinants for the purposes of regeneration, depends primarily on the liability of this part to frequent injury a useless or almost useless rudimentary part may often be injured or torn off without causing processes of selection to occur which would produce in it a capacity for regeneration.« How a infinite number of injuries to a part could ever produce in it a capacity for regeneration is far from clear. Injured animals would be on the whole, at a disadvantage in the »struggle for existence«; if some of them have the power to regenerate already they are neither better, nor worse off, than those that have not been injured. Just how injured animals would ever be able in each generation to obtain an advantage over uninjured animals is by no means self-evident. In my experiments for instance, I find that only rarely do posterior ends of worms cut in the middle regenerate anteriorly, and even in those cases where this happens, the regeneration is almost always imperfect. Does this mean that as yet an insufficient number of these worms have been injured in this way? In the course of time if more worms are injured by accidents, will *Allolobophora foetida* acquire a capacity for regenerating the anterior end? Are we to consider seriously this interpretation of the selection theory?

Summary.

1. Pieces of the anterior end of *Allolobophora foetida* containing less than thirteen segments rarely, if ever, regenerate posteriorly, yet such pieces can regenerate very quickly anterior segments if these are cut off. The result shows that the lack of power of the anterior pieces to regenerate posteriorly does not depend, directly, on the size of the piece.

2. Anterior ends containing from thirteen (?) to thirty segments sometimes regenerate posteriorly, but only after a long time and in general, the shorter the piece (i. e. the nearer the cut to the anterior end) the longer the interval before it begins to regenerate, and the fewer the pieces that regenerate at all.

3. Similarly very short posterior pieces do not regenerate anteriorly, longer pieces from the posterior end regenerate occasionally, but only after a long interval of time. In general the shorter the posterior piece the longer the time before the piece begins to regenerate anteriorly.

4. The experiments show that WEISMANN's hypothesis of latent cells is insufficient to explain the phenomena of regeneration, because it can not account for the delay in regeneration of a lost part under the circumstances given above.

5. Short pieces from the middle of the worm sometimes regenerate both anteriorly and posteriorly.

6. If a worm be cut in two pieces and then the anterior end be cut off again from the anterior piece, the middle piece will regenerate posteriorly at the same rate and time as though the anterior end had not been cut off.

7. If posterior ends of two worms be sewed together and if then one of the ends has a part cut off, the part that regenerates is like the part removed; i. e. a new posterior end, and not a new head, regenerates.

Zusammenfassung.

1. Stücke vom Vorderende von *Allolobophora foetida*, die weniger als 13 Segmente enthalten, regenerieren selten, wenn überhaupt, nach rückwärts; dagegen können solche Stücke sehr rasch vordere Segmente regenerieren, falls diese abgeschnitten werden. Es geht daraus hervor, dass das Unvermögen der Vorderstücke, hinten zu regenerieren, nicht direkt von der Größe des Stückes abhängt.

2. Vorderenden mit 13—30 Segmenten regeneriren zuweilen das Hintertheil, aber erst nach langer Zeit, und zwar ist im Allgemeinen je kürzer das Stück (d. h. je näher der Schnitt dem Vorderende) desto länger die Pause bis zum Beginne der Regeneration, und desto spärlicher sind die Stücke, die überhaupt regeneriren.

3. Ähnlich bilden sehr kurze Hinterstücke kein neues Vordertheil, längere Stücke vom Hinterende regeneriren gelegentlich, aber erst nach langer Zwischenpause. Im Allgemeinen ist, je kürzer das hintere Stück, desto länger die Frist, nach welcher das Stück nach vorn zu regeneriren anfängt.

4. Die Experimente zeigen, dass WEISMANN'S Annahme latenter Zellen zur Erklärung der Regenerationserscheinungen nicht ausreicht, da sie über die Verzögerung in der Regeneration eines verlorenen Theils unter den oben angegebenen Umständen keine Rechenschaft zu geben vermag.

5. Kurze Stücke aus der Mitte des Wurmes regeneriren zuweilen sowohl vorn als hinten.

6. Schneidet man einen Wurm in zwei Stücke und dann noch einmal das Vorderende des vorderen Stückes weg, so wird das Mittelstück nach hinten in gleicher Ausdehnung und Zeit regeneriren, als wenn das Vorderende nicht abgeschnitten worden wäre.

7. Wenn die Hinterenden zweier Würmer zusammengenäht werden und man dann an einem der Enden ein Stück abschneidet, so ist der regenerirte Theil entsprechend dem entfernten, d. h. ein neues Hinterende; nicht aber wird ein neuer Kopftheil regenerirt.

Description of Figures.

Plate VIII.

Figs. 1—20 Camera drawings $\times 7$ afterwards reduced $\frac{1}{2}$.

Fig. 1. Anterior end of 24 segments regenerating posteriorly. Double tail with two anal openings. Nov. 9—Feb. 29.

Fig. 2. Posterior end (partly drawn) less 30 anterior segments regenerating anteriorly. The new anterior end has two mouths. Sections show that both mouths open into digestive tract. Nov. 9—May 13.

Fig. 3. Anterior piece of 14 old segments, two new ones at anterior end and a few new segments also at posterior end. March 20—April 20.

Fig. 4. Anterior piece of 13 old segments, and two new ones at anterior end (replacing 3—5) March 20—April 20.

Fig. 5. Anterior piece of 13 old segments, and three new ones at anterior end (replacing 7?) April 1—May 13.

Fig. 6. Anterior piece of 15 old segments, a few new ones at anterior end (replacing 7) and several new posterior segments. April 1—May 13.

Fig. 7. Anterior piece of 13 old segments with 5 new anterior ones (replacing 7, and a few new posterior segments April 1—May 13.

Fig. 8. Anterior piece of 16 segments (only partly drawn, with four new anterior segments (replacing 4) Nov. 12—Dec. 31.

Fig. 9. Posterior end with old anus (tip of tail Dec. 18—April 12.

- Fig. 10. Piece in front of last with new posterior segments.
Fig. 11. Posterior end with old anus Nov. 3—Jan. 24.
Fig. 12. Piece in front of last, not regenerated Nov. 3—Jan. 24.
Fig. 13. Same as last but has begun to regenerate posteriorly. Nov. 3—Jan. 24.
Fig. 14. Posterior end (No. I). Nov. 25—April 12.
Fig. 15. Third piece from posterior end (No. III) beginning to regenerate posteriorly. Nov. 25—April 12.
Fig. 16. Fourth piece from posterior end No. IV) regenerating anteriorly and posteriorly. Nov. 25—Jan. 26.
Fig. 17. Fourth piece from posterior end No. IV) regenerating two posterior ends Nov. 25—Jan. 26.
Fig. 18. Fourth piece from posterior end regenerating posterior end Nov. 25—March 15.
Fig. 19. Fifth piece from posterior end (No. V) regenerating anterior and posterior end Nov. 25—March 15.
Fig. 20. Fifth piece from posterior end (No. V) regenerating anterior and posterior end Nov. 25—March 15.
Fig. 21. Anterior end less about 55 posterior segments. A double tail has developed in the new part. Nov. 25—Feb. 23.
Fig. 22. Two posterior halves united. Turned in opposite directions. One half regenerating a new posterior end.
Fig. 23. Two worms united (Feb. 27) near anterior end (turned in opposite directions). One worm cut off again near place of union leaving seven anterior segments attached to other worm. Smaller part shows signs of regenerating on May 15, i. e. after 76 days.
-

Istituto Anatomico dell' Università di Perugia.

Sulla formazione e sul destino del Blastoporo negli Anfihi urodeli.

I^a nota preliminare.

**La doccia dorsale e la sutura dorsale nella gastrula di
Salamandrina perspicillata Sav.**

Per il

Prof. Umberto Rossi.

Eingegangen am 27. Juni 1897.

Ho intrapreso alcune ricerche allo scopo di portare un contributo alla conoscenza della formazione e del destino del Blastoporo negli Anfihi urodeli (*Salamandrina perspicillata* Sav.). Ho fatto il mio studio su materiale perfettamente normale raccolto nelle migliori condizioni e su numerose uova anormali, desideroso di investigare quanto accade anche in condizioni che deviano dalla norma più o meno profondamente e convinto che i risultati, con questo mezzo ottenuti mi avrebbero spianata la via per arrivare alla spiegazione di alcuni punti oscuri che riguardano la formazione e il destino del Blastoporo. Sono noti a tutti i numerosi ed interessanti lavori che riguardano l'argomento e le non meno numerose e discordi opinioni emesse dai vari autori. Queste saranno da me esposte e minutamente riassunte nella memoria completa.

In questa nota preliminare io intendo di riferire solo brevemente, poichè a suo tempo darò in proposito maggiori e più minuti particolari, i risultati delle osservazioni macro- e microscopiche fin qui praticate, riguardanti la sutura dorsale e la doccia dorsale. Per lo studio mi sono servito di materiale fresco e di materiale indurito e sezionato in serie. Avverto però subito come alcune delle particolarità che più sotto descriverò sieno infinitamente più chiare qualora

Rispetto al significato della doccia dorsale e della sutura dorsale parrebbe facile il determinarlo trattandosi specialmente di Anfibi; ma per poco che l'argomento venga approfondito, esso ci appare invece molto complesso. Così le questioni relative ai rapporti reciproci, al significato delle due suddette formazioni si collegano ad altre non meno importanti come, ad esempio, alla contrastata esistenza di una vera e propria linea primitiva negli Anfibi, e dato che essa si possa ammettere, al significato morfologicamente del tutto differente o no della linea primitiva e della sutura. Per conseguenza avuto riguardo a questi problemi che sono oggi della più alta importanza, intendo di esprimermi più tardi in proposito e in maniera più completa di quello che non sarebbe permesso ad una semplice nota preventiva, quando avrò compito ulteriori e più numerose indagini, sebbene i non pochi e chiari ricercatori che mi hanno preceduto, abbiano sull'argomento emessa, in maniera più o meno precisa, la propria opinione.

Bemerkungen über die Anwendbarkeit des Experiments in der Entwicklungsmechanik.

Von

O. Bütschli.

Eingegangen am 15. Juni 1897.

Bald nach der Veröffentlichung meines im vorigen Heft dieses Archivs (pag. 250) von Prof. Roux citirten Ausspruchs über die Entwicklungsmechanik wurde mir klar, dass das dort abgegebene Urtheil an Einseitigkeit leidet. Es betrifft nämlich nur solche Fälle, in welchen zu den Bedingungen und Reizen des natürlichen Entwicklungsganges ein neuer Reiz oder eine neue Bedingung zugefügt wird, nicht aber diejenigen, in welchen auf experimentellem Wege eine der natürlichen Entwicklungsbedingungen künstlich ausgeschlossen wird, in dem Bestreben, aus dem Ergebnis auf die Wirkung dieser Einzelbedingung zu schließen. Gerade Experimente dieser Art dürften aber besonders geeignet und wichtig sein, um entwicklungsmechanische Aufschlüsse zu erlangen. Wie gesagt, scheint mir daher meine frühere Ausführung zu weitgehend und zu einseitig.

Herr Prof. ROUX, dem ich, nach Erscheinen der ersten Hälfte seiner erwähnten Abhandlung, von meiner veränderten Anschauung Kenntnis gab, war so freundlich, mir den Korrekturbogen zu übersenden, in welchem er, z. Th. mit den oben erwähnten Gründen, meine Bemerkung berichtigt. Da ich hierbei auch die weitere Ausführung, welche er hieran knüpft, kennen gelernt habe, so wird es vielleicht erlaubt sein, gleich bei dieser Gelegenheit einige Worte darüber zu sagen. ROUX's Annahme, dass ich in dem experimentellen Weg »der künstlichen Nachahmung organischer Vorgänge und Gestalten mit anorganischem Materiale« einen »Ersatz des Experiments am Lebenden« zu finden glaubte, trifft nicht zu. Ich habe bei meiner Bemerkung durchaus nichts Derartiges im Sinne gehabt, um so weniger, als ich durchaus nicht der Meinung bin, dass sich auch nur Einzelheiten aus dem Entwicklungsgang der Metazoen nachahmen ließen; abgesehen etwa davon, dass man eine ganz bestimmte Vorstellung über den mechanischen Vorgang eines speciellen Entwicklungsprocesses habe und nun an todtm Material sich zu überzeugen sucht, ob auch an diesem durch den vorausgesetzten mechanischen Vorgang entsprechende Umgestaltungen hervorgerufen werden. Ob man dies nun eine Nachahmung nennen darf, scheint mir sehr zweifelhaft; es wäre nur eine Prüfung, ob der angenommene mechanische Vorgang thatsächlich das zu leisten vermag, was ihm hypothetisch zugeschrieben wird.

Es ist auch unzutreffend, wenn mir wiederholt zugeschrieben wird, dass es mein Bestreben sei, organische Vorgänge »nachzuahmen«, und ich vermüthe, dass diese irrige Auffassung dazu beigetragen hat, dass manche Forscher sich sehr ablehnend gegen meine Untersuchungen verhalten. Wenn ich mich mit der Herstellung und Untersuchung mikroskopisch-feiner Ölseifenschäume befasst habe, so geschah dies aus dem Grunde, weil ich die Hypothese für sehr wahrscheinlich hielt, dass die vielfach geschilderten und mannigfaltigen feinen Strukturverhältnisse des Protoplasmas im Grunde feinschaumige seien. Unter diesen Umständen ergab sich doch als nächste Aufgabe und Pflicht, die Natur und das Verhalten solch' feiner, mikroskopischer Schäume zu prüfen. Diese Untersuchungen gingen demnach keineswegs von dem Bestreben aus, etwas Organisirtes nachzuahmen. Dass sie dann in ihrem weiteren Verlauf zu der Beobachtung einer Anzahl auffällender Übereinstimmungen zwischen dem schaumartig gebauten Plasma und den Ölseifenschäumen führten, ist richtig, aber damit nicht gesagt, dass es meine Absicht gewesen sei, diese Übereinstimmungen nachzuahmen; sie ergaben sich vielmehr ganz von selbst.

Meine ferneren Untersuchungen galten zunächst der Frage nach dem strukturellen Bau der geronnenen und im Weiteren der quellbaren Substanzen, da mir die Wichtigkeit dieser Frage schon durch die Untersuchungen über das Protoplasma nahegelegt war und andererseits eine Aufklärung über die besonderen Eigenschaften und den Bau der quellbaren Substanzen von fundamentaler Bedeutung schien, weil der Organismus fast durchaus aus solchen besteht. Auch hierbei ergaben sich dann ganz unerwartet wiederum Übereinstimmungen mit gewissen Erscheinungen im Organismus, so die prächtigen Strahlungen in der geronnenen Gelatine um Luftbläschen, die frappanten Bilder von grösster Ähnlichkeit mit karyokinetischen Figuren u. dgl. mehr. Endlich, wenn man will, auch die schiefe Kreuzstreifung gedehnter Gelatinefäden von frappanter Ähnlichkeit mit der schiefen Kreuzstreifung der Membranen der Bastfasern und anderer pflanzlichen Zellen, der Sponginfasern und der Kreuzstreifung in vielen Cuticulae der Würmer. Ein Nachahmungsbestreben lag auch allen diesen Beobachtungen nicht zu Grunde.

Ich habe in meinem von Roux citirten Passus betont, dass ich die Aufklärung der Mechanik des normalen Entwicklungsganges für das vor Allem erstrebenswerthe Ziel erachte. Dass dieses Ziel auf dem Wege der Nachahmungen nicht erreicht werden kann und auch daran von mir nie gedacht wurde, habe ich schon bemerkt. Dagegen hegte ich wohl eine andere Vorstellung, über die ich hier noch einige Worte zufügen möchte. Unter den einzelnen Entwicklungsprocessen giebt es immerhin wohl einige, die mechanisch mehr zu begreifen wären, als dies seither geschehen; und ich glaube, dass auf diesem Wege zum Verständnis des normalen Entwicklungsganges wesentlich beigetragen werden könnte. An einem Beispiel ließe sich dies wohl am besten erläutern. Es giebt eine Art der Gastrulabildung, deren nächstliegender mechanischer Bildungsvorgang sehr einfach zu begreifen ist; dies ist die Bildung der halbkugligen Gastrula aus einer zweischichtigen Zellplatte. In diesem Falle ist es zweifellos das stärkere Wachsthum des Ektoderms, welches die Umformung der Platte in die hohle Halbkugel hervorruft. Die Ursache dieses stärkeren Wachsthums zu ermitteln, ist dann wieder eine Sache für sich. Wie aber lässt sich mechanisch die Bildung der Gastrula aus einer kugligen Blastula begreifen? Vermuthlich giebt auch hier das stärkere Wachsthum des späteren ektodermalen Theils der Blastulawand den Anstoß; später aber, wenn sich die

entodermale Partie einstülpt, müssen noch weitere mechanische Momente in Wirksamkeit treten, etwa eine Aufsaugung und Entfernung der Flüssigkeit der Furchungshöhle, wodurch das Entoderm zur Einstülpung genöthigt wird, oder auch besondere Wachsthumsvorgänge am Entoderm selbst u. A. Eine Lösung dieses und ähnlicher Probleme in einzelnen Fällen oder auf weiteren Gebieten scheint mir nun keineswegs unmöglich. Natürlich würde diese Lösung zunächst eine hypothetische sein, eine Vorstellung über die wahrscheinlichen mechanischen Vorgänge. Wenn jedoch eine solche Vorstellung gewonnen ist, so wird das Experiment um so eher einen geeigneten Angriffspunkt für seine Bethätigung finden; es wird z. B. versuchen können, die Wachsthumsvorgänge zu beeinflussen oder dgl. und dadurch im Stande sein, die Richtigkeit oder Unrichtigkeit der gemachten Annahmen zu erweisen. Experimentelle Behandlung setzt immer, wenn es sich um Erklärung handelt, eine Vorstellung über das mögliche Geschehen voraus. Natürlich schließt dies nicht aus, dass durch Experimente überhaupt eine große Menge hochwichtiger Thatsachen ermittelt wurden und werden.

Vorstehende Darlegung wird, wie ich hoffe, zeigen, dass meine Anschauungen von denen Roux's nicht wesentlich differiren, und ich mich daher nicht zu den Gegnern seiner entwickelungsmechanischen Bestrebungen zähle, von denen ich vielmehr wichtige, wenn auch langsame und mühsam zu erzielende Fortschritte erhoffe.

Referat.

WILHELM HAACKE, Grundriss der Entwicklungsmechanik. 398 Seiten.
143 Textfiguren. Leipzig, A. Georgi. 1897. M 12.—.

Einen »Grundriss«, im Vorworte sogar ein »Lehrbuch« der Entwicklungsmechanik nennt, der Verfasser sein Buch und erweckt damit bei dem der Entwicklungsmechanik fern stehenden Leser hohe Erwartungen, denen aber bei der Lektüre eine Enttäuschung folgen muss. Wir hoffen, dass die Leser diese Enttäuschung nicht der Entwicklungsmechanik als solcher zur Last legen werden. »Essays über Entwicklungsmechanik, unter Zugrundelegung der eigenen Auffassungen und Beobachtungen des Autors« hätte HAACKE sein Buch nennen können, ohne unzutreffende Vorstellungen über den Inhalt desselben hervorzurufen.

Einen Grundriss oder ein Lehrbuch über unser Gebiet zu schreiben, ist gegenwärtig überhaupt unmöglich, weil es dazu noch am nöthigen Thatenmaterial fehlt, da erst begonnen worden ist, das große Gebiet von einigen Punkten aus in Bearbeitung zu nehmen. Wenn aber der Autor strebte, das bereits Vorhandene wenigstens in der den genannten Arten von Büchern eigenen Form darzustellen, so hätte er die vorliegenden tatsächlichen Forschungsergebnisse weit ausführlicher, außerdem aber genauer, richtiger darbieten müssen. Statt dessen schaltet der Autor in der Darstellung wie in der Beurtheilung der Thaten mit einer gewissen Willkür, und ist offenbar auch mit manchen Thaten nicht genügend vertraut.

Der Verfasser liebt es zudem, das von ihm Vorgefundene und Gebilligte in die Form seiner eigenen subjektiven Meinung zu kleiden, sowie auch statt der von den betreffenden Autoren gegebenen sorgfältig formulirten Definitionen der Grund- und Hilfsbegriffe u. dgl. eigene freie Formulierungen darzubieten, nicht ohne Nachtheil für die Sache, indem dadurch Unklarheiten entstehen, die zu Missverständnissen Veranlassung geben werden.

Vielfach vertritt HAACKE eigene Auffassungen und sucht sie durch eigene und fremde Beobachtungen zu stützen. Wenn wir auch diesen Argumentationen mehrfach nicht zustimmen können, so sind sie immerhin der Beachtung werth und können theilweise zum Ausgang weiterer Prüfung gemacht werden.

Am besten scheinen uns die allgemeinen Ausführungen des Autors über Entwicklungsmechanik, welche das »erste Hauptstück« seines Buches bilden. In ihnen zeigt sich der Verfasser auf der Höhe der Situation und berichtigt vorahend bereits zum Theil die unzulänglichen Auffassungen, welche zur gleichen Zeit O. HERTWIG in seiner Schrift über Biologie und Mechanik drucken ließ.

Im Ganzen kann das Buch mit den aus dem Vorstehenden sich ergebenden Einschränkungen einem selbsturtheilenden, nicht zu sehr für das Specielle interessirten Leserkreis zur Kenntnissnahme empfohlen werden. Eine exakte Darstellung des rein tatsächlichen wäre aber wohl unserer Richtung zur Zeit förderlicher gewesen, eine Darstellung, wie sie jüngst THOM. H. MORGAN für einen Theil des Gebietes in der Schrift: »The development of the frog's egg, an introduction to experimental embryology« in vorzüglicher Weise dargeboten hat.

Roux.

Istituto Anatomico di Perugia.

Contributo allo studio della oolisi negli Anfibi urodeli.

Parte I^a.

Sui cambiamenti che accadono nelle uova infecondate di *Salamandrina perspicillata* Sav., con particolare riguardo alle questioni relative alla formazione del pronucleo femminile, al cammino dei pronuclei entro l'uovo e alla cosiddetta segmentazione partenogenetica.

Ricerche

del

Prof. Umberto Rossi.

Mit Tafel IX und 6 Figuren im Text.

Eingegangen am 4. Juli 1897.

L'importanza morfologica e fisiologica della oolisi ha specialmente in questi ultimi anni attirato l'attenzione di molti ricercatori. Se alcuni problemi che riguardano i fenomeni oolitici hanno avuta una giusta soluzione, altri invece l'attendono ancora. Avuto riguardo per conseguenza alle non poche lacune che meritano di essere colmate, ho voluto continuare le ricerche da me altra volta compiute negli Anfibi urodeli rivolgendo il mio studio specialmente a quelle questioni le quali o non vennero trattate o non lo furono che in maniera incompleta. Ho diviso il lavoro in tre parti. Una di queste riguarda lo studio macroscopico e microscopico delle uova infecondate e normalmente deposte. Le ragioni che mi hanno indotto a prendere in attento esame questo materiale sono le seguenti: Prima di tutto le scarse cognizioni che abbiamo in proposito per i vertebrati in genere ma più specialmente per gli Anfibi; in secondo luogo ho creduto che osservando quanto accade nel nucleo di queste uova mi sarebbe riuscito facile risolvere alcune fra le più interessanti e controverse questioni della fecondazione normale; quelle cioè relative alla formazione del pronucleo femminile dopo l'espulsione dei globuli polari,

alla discesa sua e in genere al cammino dei pronuclei entro l'uovo. Mi è sembrato finalmente, l'ho dedotto dalla conoscenza dei numerosi lavori pubblicati in questi ultimi anni, che lo studio delle uova infecondate, particolarmente nei vertebrati inferiori, per i fatti che è dato ricavarne, si collegasse alquanto strettamente alla così detta segmentazione partenogenetica.

La seconda parte delle ricerche da me compiute riguarda la degenerazione sperimentalmente provocata nelle uova ovariche. Relativamente a questo argomento io ho portata la mia attenzione oltrechè sulla maniera, nel suo insieme considerata, con la quale accade la distruzione dell' uovo, anche sulle cellule follicolari destinate a compierla, sulla loro struttura, sul loro modo di dividersi e se la loro capacità proliferativa persiste o meno anche dopo la penetrazione nel vitello. Ma soprattutto ho voluto studiare le modificazioni intime della vescicola germinativa, la natura di queste modificazioni, se precedono la moltiplicazione e l'immigrazione delle cellule follicolari nell' uovo, se insorgono contemporaneamente o seguono a questa immigrazione.

L'ultima parte del lavoro, la terza, si riferisce allo studio grossolano e minuto delle uova che normalmente fecondate e deposte degenerano a vari periodi di sviluppo. Mi è sembrato interessante il vedere quanto accade nell' uovo che degenera dopo essere stato fecondato ed emesso, di che natura sono i processi oolitici che si svolgono nel suo interno, mancando per essi uno dei fattori che nell'uovo ovarico invece ha la più alta importanza, cioè l'azione delle cellule follicolari. Per quanto son venuto brevemente riassumendo, mi sembra, malgrado RUGE abbia asserito il contrario, che resti ancora molto a fare anche per quello che concerne l'oolisi degli Anfibi urodeli.

Questa memoria comprende la prima delle tre parti nelle quali ho detto di avere diviso il mio lavoro, cioè quanto si riferisce allo studio grossolano e minuto delle uova normalmente deposte e infecondate.

Materiale e metodi di studio.

Il materiale relativamente abbondante mi è stato fornito dalla *Salamandrina perspicillata* Sav. Non spendo parole per dimostrare quanto sia prezioso per qualunque genere di ricerca l'uovo di Salamandrina. Le uova infecondate ho preferito raccogliercle tra quelle

deposte, sapendo appunto come possa accadere che qualche uovo non venga fecondato prima di essere emesso, anzichè prenderle dall'ovidutto. Le ragioni che mi hanno a ciò indotto sono le seguenti: Prima di tutto nella *Salamandrina* la fecondazione è interna; per cui le uova della porzione più caudale dell' ovidutto potevano essere molto probabilmente fecondate, inquantochè gli spermatozoi, come avrò occasione di dimostrare in un lavoro or ora compiuto sulla maturazione e fecondazione della *Salamandrina*, hanno la proprietà di risalire per un tratto abbastanza esteso lungo l'ovidutto. In secondo luogo il desiderio di mantenermi nelle condizioni il più possibilmente fisiologiche specie per quanto mi ero proposto di vedere relativamente alla così detta segmentazione partenogenetica, il che non sarebbe stato se per evitare di raccogliere uova fecondate le avessi prese nella porzione mediale o craniale dell' ovidutto ove esse sono di regola troppo incompletamente mature. Così procedendo tra un numero considerevole di uova deposte ne ho potute avere circa un centinaio infecondate. In determinate ore raccoglievo il materiale; dopo un giorno dalla raccolta delle uova separavo quelle che non erano state fecondate e le fissavo dopo uno spazio di tempo variabile da 2 a 7 giorni. Le uova soggiornavano durante questo periodo in ampie vasche di vetro, aperte, nelle quali l'acqua veniva di continuo rinnovata. Per la fissazione ho adoperato il sublimato in soluzione satura acquosa, il Sublimato con acido acetico nella proporzione del 5% e una miscela di Sublimato, acido picrico e acetico nelle seguenti proporzioni:

Sublimato (sol. sat. acquosa)	perti 100
Acido picrico (sol. sat. acquosa)	» 100
Acido acetico	» 5
Acqua distillata	» 200

Buoni risultati mi ha dati pure il liquido di MINGAZZINI (soluz. sat. acquosa di Sublimato volumi 2 — Acido acetico glaciale Vol. 1 — alcool assoluto Vol. 1). Nel rimanente la tecnica è stata uguale a quella da me seguita nelle mie precedenti ricerche. Ho solo diminuito di qualche tempo il soggiorno del materiale di studio tanto nel toluolo, quanto nella paraffina a 53° C. Per la colorazione mi sono esclusivamente servito dell' Haemalaun di P. MAYER.

Parte storica.

Le nostre conoscenze sulle modificazioni che accadono nelle uova infecondate sono oltremodo scarse. Trascurando completamente quelle osservazioni praticate per caso da alcuni autori intenti a ricerche di indole differente, devo dire che gli studi fatti da TAFANI sulle uova infecondate di *Mus musculus*, sono gli unici che meritano di essere presi in particolare considerazione, sia per la loro originalità, sia perchè praticati nei mammiferi, sia per i risultati realmente importanti ai quali l'autore pervenne. Li riassumo brevemente. Sapendo come nelle prime 48 ore dopo il parto maturano alcune uova, il TAFANI sacrificava un certo numero di femmine, in precedenza separate, nel secondo, terzo e quarto giorno dopo il parto. In questo modo e con l'aiuto di una tecnica estremamente delicata e difficile, potè esaminare molte uova discese da più o meno tempo dall'ovaio e situate o nella porzione iniziale della tromba, nella media o nella terminale. Secondo l'Autore le differenze tra le uova fecondate e quelle infecondate cominciano quando dovrebbero formarsi i pronuclei. Così TAFANI si esprime: »I residui del fuso direttivo invece di costituire il pronucleo femminile si riordinano in un altro fuso che lentamente si allontana dal luogo in cui sono comparsi i globuli polari e si approfonda più o meno nel vitello. Però io non l'ho veduto alcuna volta guadagnare il centro. Questo fuso che chiamerò fuso residuante, fino dai primi tempi della sua comparsa è fatto da filuzzi più sottili e meno bene appariscenti. I cromosomi collocativi all'equatore non hanno in principio una irregolare disposizione, ne sono minori di numero di quelli del primo fuso direttivo. A mano a mano però che ci si allontana dal tempo in cui avrebbe dovuto formarsi il pronucleo femminile, la regolare distribuzione dei cromosomi sparisce. Si vedono talora alcuni di questi in atto di ascendere ai poli, mentre altri raggruppati restano sempre all'equatore; tal'altra si osserva che rimanendo inalterata la disposizione dei fili del fuso, i cromosomi vi si dispongono tutti insieme da un medesimo lato. »E altrove: « Di tutte queste modificazioni che avvengono nell'uovo maturo non fecondato, è notevolissima quella la quale dimostra che il pronucleo femminile non arriva a formarsi, ricostituendosi in sua vece un nuovo fuso. »Sulle modificazioni ulteriori del fuso, sulla sua scomparsa e intorno a ciò che ne residua nulla dice il TAFANI. Anche SOBORTA nel suo lavoro sulla fecondazione e segmentazione delle

uova del topolino, destina un brevissimo capitolo alla descrizione delle alterazioni delle uova infecondate. Questo autore nessun nuovo particolare aggiunge a quelli dati dal TAFANI; anzi mentre asserisce che tanto la parte acromatica che cromatica del fuso direttivo vanno perdute, non accenna alle modalità con le quali questa perdita avviene e solo ci dice che presso a poco contemporaneamente si perdono il fuso e i globuli polari. Dalla scarshezza dei dati che ho brevemente riferiti riguardo ai mammiferi, ognuno vede come sarebbe del massimo interesse istituire nuove ricerche sulle intime modificazioni che nelle loro uova infecondate si succedono. Questo mi propongo di fare non appena propizia sotto tutti i rapporti mi si presenterà l'occasione. Se per i mammiferi sembra accertato che nella uova non fecondate il pronucleo femminile non arriva a formarsi, nulla si conosce per i vertebrati inferiori, poco per gli invertebrati. Sappiamo solo, ad esempio, come in alcuni Echinodermi e Nematodi il nucleo dell' uovo infecondato rimane allo stato di vescicola nucleare in riposo.

Descrizione e discussione dei risultati.

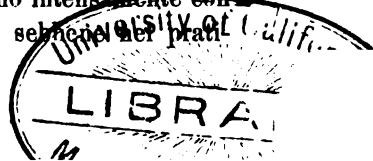
Modificazioni esteriori delle uova infecondate di Salamandrina perspicillata Sav. — L'aspetto dell' uovo infecondato non appena deposto o poco dopo, non differisce per nulla da quello degli altri; può richiamare solo l'attenzione per la mancanza dei «fori vitellini» i quali costantemente nelle uova fecondate in numero più o meno grande si osservano tanto nel polo animale quanto nel polo vegetativo, sebbene più in quello che in questo. Le prime modificazioni apprezzabili con l'aiuto di una semplice lente d'ingrandimento incominciano a manifestarsi in un'epoca nella quale le uova fecondate presentano già i segni di formazione del 1° solco. Questo lasso di tempo che comincia per l'osservatore al momento in cui l'uovo è deposto e termina all'apparire del 1° solco di segmentazione, ma che effettivamente comincia qualche tempo prima, avanti cioè che l'uovo venga emesso, varia a seconda della temperatura della stagione e dell'ambiente e per conseguenza non può essere stabilito con un'assoluta precisione. All'incirca varia dalle 15 alle 24 ore. Decorse, supponiamo 24 ore, dato un ambiente in cui la temperatura non sia superiore agli 8—10° C., si vede la fovea germinativa più estesa di quello che non era al momento dell'emissione o poco dopo. In un periodo ulteriore, questo allargamento della fovea aumenta e si

possono distinguere in essa nettamente due zone; una centrale bianca, una periferica più pallida; i contorni di questa zona più periferica non sono netti e si perdono gradatamente sfumati sulla superficie pigmentata dell' uovo. Contemporaneamente compaiono numerosi e minuti punti scuri nella fovea, meglio distinti però nella porzione bianca o zona centrale. Qualche ora più tardi tutta la superficie pigmentata dell' uovo si presenta cosparsa di piccoli punti chiari per modo che essa apparisce come leggermente scolorata. Risulta da ciò che la polarità dell' uovo non è più netta come suole essere di regola. Questa apparenza però ha una breve durata poichè non tarda a insorgere un altro fatto che ricostituisce anzi più netta dei casi normali la polarità dell' uovo. Infatti sembra che il pigmento che, come si sa, si trova, sebbene in tenue quantità, anche nella metà chiara dell' uovo, tenda a salire verso la metà scura e a raccogliersi qui tutto quanto. Così il polo vegetativo (3°—4° giorno della emissione) si presenta molto più chiaro e nettissimo è il limite tra le due metà dell' uovo. La fovea non offre modificazioni ulteriori notevoli; esistono sempre i punti scuri nel suo interno e le due zone si sono fatte, almeno apparentemente, più pallide. L'uovo è sempre sferico e regolare nei suoi contorni. Al 5° giorno dalla emissione, pure rimanendo nettissima la polarità dell' uovo, si vede che l'estensione della parte pigmentata è diminuita alquanto, come se il pigmento granulare dell' uovo avesse continuato nella sua tendenza a raccogliersi nel centro del polo animale. Questa supposizione sembra probabile, dal momento che la fovea si fa sempre più pallida nelle sue due zone centrale e periferica. Vi si trovano sempre, sebbene meno distinti, i punti scuri. Al 6° e 7° giorno la fovea è talmente impallidita che si scorge appena; l'uovo si presenta però sempre sferico e a contorni regolari. A questo punto sono arrivato con le mie osservazioni sulle modificazioni esteriori. La scarsità del materiale e il timore che da un momento all' altro potessero le uova ridursi in uno stato da non essere più possibile l'osservare la serie dei fenomeni che si svolgevano nel loro interno, mi stimolarono a fissare il materiale anzichè prolungare la sua permanenza nell' acqua corrente. Credo tuttavia di non avere nulla perduto, poichè alcune poche uova da me raccolte e studiate tanto macroscopicamente che microscopicamente, come avro occasione di riferire nella 3° parte del lavoro, mi hanno presentato caratteri tali da ritenerle con sicurezza come uova deposte infecondate. Accennerò come queste uova si presentavano all' esterno quasi completamente bianche; in un

punto solo si notava un area circolare, poco estesa, netta nei contorni, di colore nero, fatta di pigmento. Questo punto nero corrispondeva, sebbene la condizione e la distribuzione dei materiali costitutivi dell'uovo fossero cattive e disordinate, al polo animale e rappresentava con tutta probabilità la continuazione e l'esito di quella tendenza, da me più sopra notata, del pigmento a raccogliersi lentamente e progressivamente nelle uova infecondate nella parte centrale del polo animale. Io ho fin qui descritto i caratteri esterni delle uova che non fecondate arrivano fino al 6° e 7° giorno dopo la emissione senza presentare irregolarità alcuna nei loro contorni e conservando sempre perfetta la loro sfericità. Non tutte però possono con le suindicate apparenze percorrere un così lungo spazio di tempo e naturalmente questo potere è legato al grado maggiore o minore di resistenza che l'uovo possiede. Quelle meno resistenti offrono delle caratteristiche che per me sono della più alta importanza e che meritano di essere attentamente considerate e nelle loro particolarità descritte. Già al 3° e 4° giorno queste caratteristiche si fanno manifeste e consistono nella comparsa di depressioni o solcature più o meno profonde ma con andamento sempre irregolare, al polo animale. Contemporaneamente la polarità dell' uovo si fa meno netta e nella metà pigmentata si formano aree chiare più o meno estese. In altre uova la comparsa di queste solcature coincide con uno scoloramento notevole di tutto quanto l'uovo in seguito all' essersi il pigmento quasi in totalità raccolto al polo animale. Nell' uno o nell' altro caso non si rileva traccia alcuna della fovea. In una parola in queste uova ci sono tutti i segni di un disordine notevole nella distribuzione dei loro materiali costitutivi e rammentano assai da vicino quanto si verifica allorché uno stimolo agisca sull' uovo e modifichi la normale distribuzione dei suoi componenti.

Modificazioni intime delle uova infecondate. — Devo distinguere anche qui ciò che accade nelle uova più resistenti e in quelle meno resistenti. Si nelle une che nelle altre le modificazioni riguardano il nucleo e il protoplasma.

Nucleo. — Al 2° giorno dalla emissione il nucleo è sempre alla periferia dell' uovo e precisamente nel medesimo punto in cui si trova all' epoca nella quale ha luogo la formazione del 1° e 2° fuso direttivo. La sostanza cromatica si presenta sotto forma di cromosomi i quali per i loro caratteri nulla differiscono specialmente dai cromosomi del 2° fuso di maturazione. Si colorano intensamente con l'Haemalaun. La loro disposizione è irregolare e sebbene nei primi



care le sezioni seriali io abbia procurato di ottenerle spesse in modo da comprendere la figura nucleare in una sola fetta, pure non si riesce a definire a quale stadio cariocinetico essa possa riferirsi. La sostanza acromatica non sembra neppure essa avere subito dei cambiamenti notevoli; i filamenti sono ben visibili e assumono un leggero colore violetto, cosa che del resto accade anche normalmente, dopo l'azione piuttosto prolungata della sostanza colorante. Uno spesso strato di pigmento granulare circonda tutta l'area occupata dal nucleo. Al 3° e 4° giorno il nucleo è sempre al medesimo punto e non ha accennato a discendere nemmeno per un tratto brevissimo. Le caratteristiche delle due sostanze cromatica ed acromatica sono però notevolmente mutate. Esistono sempre i cromosomi, ma si sono fatti più esili e si tingono assai debolmente con l'Haemalaun; alcuni appaiono disposti lungo i fili acromatici i quali sono meno distinti e non hanno assunto la benchè minima tinta; altri sono disposti trasversalmente; alcuni si trovano nel centro della figura, altri ai due estremi senza regolare disposizione. Attorno alla regione occupata dal nucleo il solito denso strato di pigmento granulare. Al 5° giorno, se le uova resistono ancora, perdurano queste apparenze. Al 6° e 7° giorno la sostanza acromatica è completamente scomparsa; la cromatina si trova raccolta sotto forma di un ammasso a contorni irregolari che rimane piuttosto intensamente tinto dall'Haemalaun. Questo ammasso ha forma allungata; una tenue quantità di pigmento lo circonda; non posso dire quale sia l'esito di questo ammasso che si trova sempre alla periferia dell'uovo e che deve molto probabilmente risultare dalla fusione dei primitivi cromosomi, poichè le mie osservazioni si arrestano, come più sopra ho avuto occasione di accennare, a questo punto.

Protoplasma. — Per ciò che riguarda il protoplasma dell'uovo, intendendo dire sempre delle uova più resistenti, le modificazioni che subisce principiano abbastanza presto e sono più rilevanti e più interessanti quelle che si svolgono nel polo animale. Il pigmento, in perfetto accordo con quanto mi fu dato rilevare alla osservazione macroscopica, abbandona il polo vegetativo e tende a portarsi all'altro polo dell'uovo; non si limita a restare in prevalenza alla periferia, ma penetra abbondantemente nell'interno, ove si raccoglie sotto forma di ammassi che aumentano di numero e di estensione di mano in mano che ci si allontana dal momento della emissione. I punti dai quali il pigmento si allontana per portarsi dalla periferia verso il centro dell'uovo, corrispondono alle minute aree chiare che

abbiamo osservate alla superficie esterna della metà scura. Non tardano poi a comparire delle aree occupate da un fine reticolo; il protoplasma qui sembra mancare; solo minutissime granulazioni si trovano lungo i delicati filamenti che compongono detto reticolo. Queste aree da principio sono piccole; in seguito ingrandiscono; correlativamente a tale ingrandimento, al reticolo si sostituisce una sostanza di aspetto omogeneo e tutto intorno alla parete si deposita uno strato di pigmento granulare. Più tardi però anche la sostanza omogenea sparisce e l'aree appaiono vuote. Questo processo di vacuolizzazione del protoplasma si fa sempre più evidente; così al 6° e 7° giorno dalla emissione, sono i vacuoli assai più numerosi ed estesi. Tutto il protoplasma del polo animale, ma in particolar modo quello che si trova compreso nella regione della fovea, non si presenta più decisamente granulare come in condizioni normali e si tinge debolmente con l'Haemalaun anche dopo una azione prolungata di questo colore.

Nelle uova meno resistenti, in quelle cioè che hanno perduto la loro sfericità e nelle quali si è verificata al polo animale la comparsa di irregolari solcature più o meno profonde, i disordini a carico della distribuzione dei materiali costitutivi dell' uovo sono tali che prima di tutto non si riesce a vedere più traccia del nucleo. La regione della fovea qualche volta, quando cioè il disordine non ha raggiunto un alto grado, è apprezzabile; in altri casi non si riconosce più. Così pure la vacuolizzazione del protoplasma si presenta più o meno estesa a seconda del tempo che ha durato la resistenza dell'uovo. Il pigmento sotto forma di zolle più o meno grandi si trova sparso entro l'uovo; di preferenza però al polo animale. Tanto nella uova resistenti, quanto in quelle poco resistenti nelle quali però per essere debole il disordine dei materiali è ancora apprezzabile, la regione della fovea si presenta, in correlazione a quanto abbiamo descritto sulla superficie esterna dell' uovo, molto ampia. In nessun caso, anche nelle uova fissate appena due giorni dopo la emissione, ho trovato tracce dei globuli polari.

Riassumendo ora quanto ho detto riguardo alle modificazioni intime che accadono nelle uova infecondate in rapporto specialmente al nucleo si può stabilire:

I°. Dopo l'espulsione del 2° globulo polare nelle uova di *Salamandrina perspicillata*, il pronucleo femminile non arriva a costituirsi.

II°. Il fuso direttivo dopo una serie di modificazioni scompare rimanendo sempre al posto nel quale si è formato.

III°. I globuli polari vanno perduti molto tempo prima del fuso di maturazione.

Per conseguenza i risultati delle mie ricerche sono in accordo quasi completo con le osservazioni fatte sui mammiferi. Avvi solo questa differenza che, mentre in questi, stando a ciò che il TAFANI riferisce, il fuso che egli chiama »residuante« costituitosi dopo la espulsione del globulo o dei globuli polari, tende e discendere verso il centro dell' uovo senza però mai guadagnarlo, negli Anfibi urodeli (*Salamandrina perspicillata*) esso rimane là dove primitivamente si era formato. Tacendo per ora di alcuni fatti relativi ad inferiori (Echinodermi in specie) e della interpretazione che di essi potrebbe darsi, vediamo se quanto io ho riferito può essere messo in relazione con alcune questioni relative alla fecondazione normale, in particolare maniera alla formazione del pronucleo femminile, al cammino dei pronuclei entro l'uovo e alle forze che lo determinano, se concordano i risultati da me ottenuti con alcune delle ipotesi emesse per spiegare i fenomeni suddetti e se possono portare un nuovo benchè modesto appoggio a quelle fra esse più considerate e dai più oggi accettate. Riassumo brevemente quanto all' una e all'altra delle sopra menzionate questioni si riferisce. Formatisi i due pronuclei si sa che essi tendono ad avvicinarsi l'uno all' altro. Le opinioni che i varii ricercatori hanno emesse per spiegare questo cammino, sono varie. Per il VIALLETON, il WITHMAN, il TAFANI e molti altri, i due pronuclei si attraggono secondo la legge di gravitazione universale; così mentre vi è una forza per la quale i pronuclei si attraggono, un'altra ne esiste tra i pronuclei e il protoplasma dell'uovo la quale regola questa attrazione dei pronuclei, tende a mantenerli ad una certa distanza l'uno dall' altro e a disporli sempre in una determinata ed uguale posizione. Altri autori pensano che l'avvicinarsi reciproco dei pronuclei sia determinato e regolato dalle così dette astrosfere. Altri in fine pensano che il cammino dei pronuclei entro l'uovo e il loro avvicinarsi sia determinato da movimenti ameboidi che i pronuclei stessi sarebbero capaci di compiere. Come si vede, queste opinioni sono molto differenti tra loro. Secondo la prima perchè l'attrazione abbia luogo e si verifichi il cammino dei pronuclei è necessaria la presenza del pronucleo maschile. Per la seconda, quella cioè che fa risiedere la forza nell' azione nell' astrosfere, è pure necessaria la presenza del pronucleo maschile tanto che si ammetta che una sfera con il relativo centrosoma possieda anche il pronucleo femminile, quanto si ritenga, come del resto pare oggi

dimostrato, che il centrosoma gli venga portato dallo spermatozoo; il pronucleo maschile sarà però *a fortiori* necessario in quest' ultimo caso perchè possa determinare la sua azione attraente sul pronucleo femminile che in caso contrario rimarrebbe al suo posto e al quale deve cedere quel centrosoma che fino ad oggi è stato ritenuto quale il regolatore dell' archoplasma e che gli è indispensabile per lo svolgersi ulteriore di una serie infinita di importanti fenomeni. Per la terza delle suesposte opinioni la presenza del pronucleo maschile sarebbe primitivamente necessaria e secondariamente non necessaria. Primitivamente necessaria perchè l'esistenza del pronucleo maschile significa fecondazione accaduta vale a dire la condizione solo per la quale può il fuso di maturazione costituirsi in vescicola nucleare in riposo e dare così origine al pronucleo femminile. Secondariamente non sarebbe necessaria perchè il pronucleo femminile potrebbe, dopo essersi come tale costituito, staccarsi di là ove si è formato e portarsi in un punto qualunque nell' interno dell' uovo in grazia dei movimenti ameboidi di cui sarebbe capace sui quali non eserciterebbe influenza alcuna il nucleo spermatico che si muoverebbe per proprio conto con lo stesso meccanismo. Per le prime due ipotesi invece lo spermatozoo e quindi il nucleo che da esso deriva sarebbe sempre necessario tanto per il cammino dei pronuclei entro l'uovo, come abbiamo veduto, quanto per il costituirsi del pronucleo femminile a spese dei residui del fuso di maturazione. Infatti le nostre conoscenze sulla fecondazione ci portano ad ammettere che le azioni determinate dallo spermatozoo non si limitano soltanto alla eccitazione prodotta nel plasma dell' uovo, ma sono relative anche al nucleo e non meno importanti delle altre, sebbene di natura differente ed esplicantesi con fenomeni diversi. Così sappiamo che nella generalità dei casi, lo spermatozoo appena penetrato nell' uovo fa prontamente risentire la sua azione sul nucleo; se esso è ancora allo stato di vescicola germinativa, questa da subito luogo al 1° e al 2° fuso direttivo e si espellono i globuli polari; se lo spermatozoo penetra nell' uovo allorchè la maturazione è completa, i residui del fuso direttivo costituiscono una vescicola nucleare in riposo che è il pronucleo femminile. Per cui possiamo ritenere come certo: I° per la formazione del pronucleo femminile è necessaria la penetrazione dello spermatozoo entro l'uovo; II° perchè il pronucleo femminile si muova è necessaria la presenza del nucleo derivante dallo spermatozoo ossia del pronucleo maschile.

Venendo ora al valore delle ipotesi più sopra riassunte possiamo escludere quella che fa risiedere la causa del cammino dei pronuclei

entro l'uovo nella capacità che essi hanno di compiere dei movimenti ameboidi poichè quei fatti, non molti, e isolatamente osservati non possono costituire la base di una legge generale. Ci sentiamo invece inclinati a prendere in considerazione solo le due prime. Si accetti però l'una o l'altra poco monta, poichè quanto ho potuto chiaramente dimostrare con le ricerche or ora compiute concorda perfettamente con esse e si presta ad appoggiarle. Infatti abbiamo veduto che anche nelle uova infecondate di alcuni Anfibi urodeli (*Salamandrina*) non solo non arriva a costituirsi a spese di ciò che residua del fuso di maturazione, il pronucleo femminile; ma in seguito a una serie di lenti e graduali mutamenti quanto resta di detto fuso si perde la dove esso si era primitivamente formato.

In quanto al disaccordo completo che esisterebbe tra i risultati delle osservazioni fatte negli Anfibi e nei Mammiferi ed alcune di quelle praticate in certi animali inferiori, ritengo che esso non sia che apparente. A me sembra che i fatti a questo riguardo riferiti possano venire differentemente interpretati e che trovino il loro riscontro in altri studiati sia sopra individui appartenenti ai più bassi gradini della scala zoologica, sia su individui più elevati. Infatti tanto in alcuni invertebrati come in certi più alti vertebrati sono stati descritti dei casi nei quali un' uovo maturo presentava il pronucleo femminile allo stato di vescicola nucleare perfetta in riposo senza traccia di pronucleo maschile. **BOVERI** ha descritto un caso consimile nell' *Ascaris megalocephala* e **TAFANI** nel *Mus musculus*. L'uovo veduto da **TAFANI** presentava solo di più un leggero sollevamento papuliforme della superficie ma senza traccia di corpuscolo colorabile nel suo interno. Questi due autori ritengono concordi che sia qualche volta sufficiente per completare la maturazione e rendere quindi possibile la formazione del pronucleo femminile il colpo meccanico o chimico che da l'elemento maschile all' uovo e che è capace di per se di determinare una certa irritazione. Le numerose ricerche ulteriori hanno confermato le vedute di **BOVERI** e di **TAFANI** e hanno messo in più chiara luce le azioni dello spermatozoo sull' uovo. Per cui tutti quei casi nei quali si è veduto costituirsi il pronucleo femminile in un uovo maturo dopo la completa espulsione dei globuli polari senza riscontrare traccia del pronucleo maschile, debbono, secondo me, ritenersi per altrettante uova nelle quali se lo spermatozoo per cause difficilmente determinabili non è riuscito a penetrare, le ha però toccate alla superficie determinandovi

una irritazione maggiore o minore a seconda dei casi, ma sempre sufficiente per completare la maturazione e permettere ai resti del fuso direttivo di costituire il pronucleo femminile.

Questioni relative alla così detta segmentazione partenogenetica delle uova dei vertebrati.

Numerose sono le ricerche praticate nelle varie classi dei vertebrati su questo argomento e molto importanti i risultati ottenuti dai più degli autori. Nelle due recenti memorie di BARFURTH e di JANOŠIK si trova la letteratura presso che completa sulla segmentazione partenogenetica dei vertebrati e ad esse io rimando il lettore perchè inutile compito per il mio scopo sarebbe quello di farne un minuto riassunto. Ciò che più mi interessa si riferisce agli Anfibî riguardo ai quali le osservazioni che più meritano di essere prese in considerazione sono quelle di PFLÜGER e di HANS DEHNER. Dirò solo che sebbene esista un certo accordo nei punti capitali della questione due sono principalmente le opinioni emesse per spiegare certi fenomeni che avvengono nelle uova infecondate di molti vertebrati e che hanno l'apparenza di essere identici ai mutamenti che si succedono nelle uova normali e normalmente fecondate. Per alcuni autori questi fenomeni rappresentano una vera e propria partenogenesi quale si verifica in molti invertebrati e ammettono che l'uovo, sebbene in casi rari, ha in se la forza di segmentarsi più o meno completamente malgrado che su di esso non abbia in alcun modo direttamente agito lo spermatozoo. Per altri invece ciò non esiste e i solchi che si osservano alla superficie di alcune uova infecondate di vertebrati e che le dividono più o meno regolarmente in un certo numero di segmenti, sono l'espressione unica di alterazioni particolari le quali determinando la distruzione della sostanza contrattile conducono ad una «Frammentazione» che non ha alcun carattere vitale poichè nella maggior parte dei casi i prodotti di questa frammentazione non avendo nucleo non possono considerarsi come cellule. Come si vede il disaccordo è netto e completo; esso ci indica come il problema della cosiddetta segmentazione partenogenetica delle uova dei vertebrati sia del più alto interesse e ci spiega come da tanto tempo abbia su di se richiamato l'attenzione di molti ricercatori. Per queste ragioni e più specialmente per avere osservate nelle uova di *Salamandrina* alcune apparenze, nelle ricerche già da me compiute e in quelle in corso, che paragonate alle

figure date da qualche autore mi hanno suscitato dei dubbi e un vivo desiderio di studiarle con precisione, sono stato indotto a mettere in relazione i miei reperti e possibilmente quelli di altri riguardanti

Fig. 1.

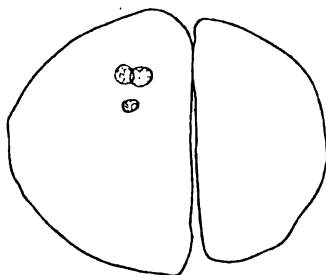


Fig. 2a.

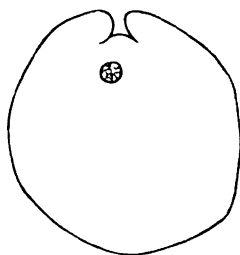


Fig. 2b.

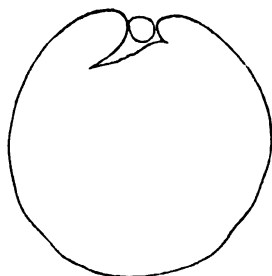


Fig. 3.

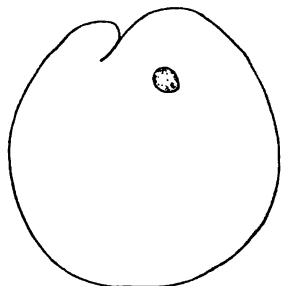


Fig. 4a.

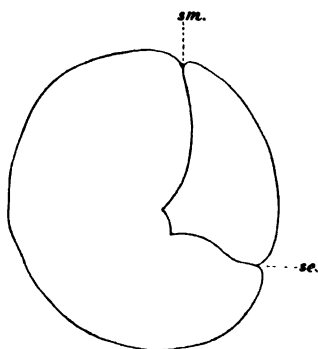
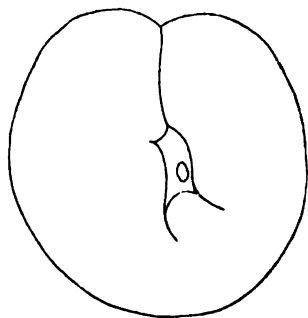


Fig. 4b.



pure gli Anfibî, con alcune ricerche fatte di recente. Naturalmente ho portato la mia attenzione sulle uova infecondate normalmente deposte e non tolte dall'ovidutto, per le ragioni che ho in principio di questo lavoro spiegate. Sopra le cento uova circa ottenute infecondate e

fissate da 30 ore a 7 giorni dopo l'emissione, sei soltanto mi hanno presentato delle solcature che sono apparse in uno spazio di tempo compreso dalla 30^a alla 80^a ora da che erano state deposte. Queste sei uova sono state rappresentate nelle annessa tavola; solo il polo animale venne disegnato. Come ognuno vede i solchi hanno nel loro insieme un aspetto tale da avere tutta quanta l'apparenza della regolarità. Solo nelle uova N° 1 e N° 4 il solco era visibile anche al polo vegetativo; più chiaramente però nel N° 1 di quello che non fosse nel N° 4. Le sezioni seriali delle sei uova colorite con l'Haemalaun mi hanno dimostrato quanto segue: Nelle uova N° 4—5 il solco è assai superficiale. Il protoplasma presenta evidenti segni di alterazione e gli elementi dell' uovo sono alquanto disordinati. Nessuna traccia di nucleo. Le sezioni di queste due uova non sono state riprodotte. La sezione dell' uovo N° 1 (Fig. 1 del testo) ci mostra come esso sia diviso completamente dal solco; una metà però è più piccola dell' altra; qualche lieve segno di alterazione nel protoplasma. Il nucleo si trova solo in una delle metà; è situato al centro del polo animale ed è rappresentato da 3 vescicole nucleari sferiche, a contorni pressoché regolari contenenti uno scarso reticolo cromatico. Le due vescicole più grandi sono parzialmente sovrapposte. L'uovo N° 3 la cui sezione è rappresentata nella Fig. 3 (testo) presenta anche esso al polo animale un solco poco profondo che lo divide in due segmenti disuguali. Un solo grosso nucleo di aspetto omogeneo si trova nella metà più grande e pure situato nel polo animale. Le uova N° 2 e 6 sono quelle che offrono tracce di segmentazione più avanzata. L'uovo N° 2 risulta alla sezione, come lo dimostrano anche le Fig. 2a—2b (testo) di 3 segmenti, il mediano dei quali è assai piccolo. Si nota un' accenno di formazione di cavità di segmentazione. Un sol nucleo molto voluminoso con reticolo cromatico poco appariscente. L'uovo non presenta tracce di alterazione. L'uovo N° 6 corrispondente in sezione alle Fig. 4a—4b (testo) ha una cavità di segmentazione assai poco estesa e risulta pure esso di 3 segmenti uno dei quali piccolissimo (Fig. 4b). In altre sezioni più periferiche la cavità di segmentazione scompare e l'uovo si mostra costituito di soli due segmenti per opera di un solco meridiano incompleto (*sm*) e di un solco equatoriale (*se*) molto basso però, che si unisce al precedente e che esiste solo in una metà dell' uovo (Fig. 4a). Per quanto abbia fatto una attenta ricerca pure non ho potuto constatare la presenza di nuclei. Il protoplasma dell' uovo presenta solo deboli tracce di alterazione. I nuclei nelle uova N° 1—2—3 occupano la posizione

rispettivamente indicata dalle Fig. 1—2 a, 3 (testo). Riassumendo questi risultati possiamo dire che nelle 6 uova che sole in un numero ragguardevole hanno presentato segni più o meno evidenti di segmentazione, questi hanno fatto la loro comparsa molto tardivamente, poichè lo spazio di tempo compreso dalla emissione alla segmentazione è rappresentato da un minimo di 30 ore e da un massimo di 50: che solo 3 sopra 6 hanno un nucleo chiaramente riconoscibile ma esistente solo in uno dei segmenti dell' uovo; che quasi tutte presentano segni più o meno manifesti di alterazione. In qual maniera possono essere interpretati questi fatti? Bisogna convenire che il numero e la natura delle osservazioni fino a oggi praticate e che hanno condotto alcuni autori ad ammettere anche nei vertebrati superiori (mammiferi) la possibilità di una segmentazione partenogenetica, sono ancora ben lungi dall' averci data la certezza dell'esistenza di un fenomeno così importante; mentre invece non possono lasciare dubbio di sorta quelle che hanno servito di base alla opinione che certi fenomeni non abbiano carattere vitale ma sieno l'espressione di particolari alterazioni che per cause male determinabili possono svolgersi nell' interno dell' uovo. Per conseguenza mentre mi sento poco propenso ad ammettere per ora, sebbene raramente, con sicurezza anche nei vertebrati superiori una partenogenesi, non esito ad accogliere l'opinione, come quella che, secondo me, più al vero si avvicina, di coloro che ritengono trattarsi non di segmentazione ma di frammentazione, fenomeno questo che, come si sa, nelle varie classi dei vertebrati è stato osservato da molti (PFLÜGER, v. BRUNN, BARFURTH, STRAHL, BORN, RUGE, JANOŠIK, HENNEGUY, PALADINO, e da me pure nel *Geotriton fuscus*). Tuttavia però credo che, per quanto riguarda gli Anfibii urodeli, non sempre possa trattarsi di frammentazione e che si possa giungere invece, sulla guida di alcune recenti osservazioni, a dare una spiegazione differente di certi fatti quali sono appunto quelli da me e da qualche altro autore riferiti. È necessario perciò di dividere in due categorie, secondo le apparenze che offrono, le uova ritenute segmentate partenogeneticamente. Quelle cioè alla cui superficie non mostrano che depressioni irregolari nell'andamento, accompagnate da deformazioni del polo animale e microscopicamente da disordine più o meno considerevole nel pigmento e negli altri materiali costitutivi dell' uovo come, ad esempio, le uova rappresentate nelle Fig. 1—2 della tavola annessa al lavoro di DEHNER; e quelle nelle quali esistono veri e propri solchi capaci di dividere completamente o in parte l'uovo in un numero

di segmenti che non è però mai molto grande. Per ciò che riguarda le prime, non credo di andare errato nel mio giudizio se ritengo che l'insieme dei fatti macro- e microscopici che presentano, appartengano esse ad urodeli od anuri, non debba niente affatto considerarsi come segno di segmentazione partenogenetica, ma sia unicamente legato a processi di alterazione a cui, come abbiamo anche noi più sopra veduto, vanno incontro con una certa frequenza le uova infecondate; non sono altro dunque che l'espressione di un disordine il quale, per cause ignote, si manifesta nei materiali costitutivi dell' uovo e che del resto può aver luogo altre che nelle uova infecondate, anche in quelle fecondate, specie se su di esse agisca uno stimolo qualunque esso si sia. Infatti ROUX ed io abbiamo veduto come sottoponendo le uova di Anfibi all' azione di correnti elettriche costanti di una determinata intensità e durata si da luogo, prevalentemente al polo animale, alla comparsa di solchi più o meno profondi i quali microscopicamente sono sempre accompagnati da un disordine nel protoplasma dell' uovo e nel pigmento che in esso si trova. Basta dare un' occhiata alla tavola XIV^a annessa al mio lavoro »Sull' azione dell' elettricità nello sviluppo delle uova degli Anfibi« (Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 4. Heft. 2. 1896) per prendere subito un' idea chiara dell' aspetto, dell' andamento e della profondità di questi solchi alcuni dei quali si distinguono per apparenze di regolarità. Non è poi il caso che io qui ripeta in appoggio al mio pensare, quanto ho già detto più sopra relativamente a ciò che mostrano dal lato macro- e microscopico le uova infecondate che vanno incontro ad alterazione. Per quello che riguarda le uova comprese nella seconda categoria, quelle cioè che presentano veri e propri solchi dai quali restano divise in segmenti, è necessario che noi teniamo conto, mi riferisco più specialmente agli Anfibi urodeli e alla *Salamandrina* in particolare, che la fecondazione è interna; che gli spermatozoi hanno la proprietà, come ho indubbiamente veduto in una serie di esami fatti, di risalire lungo l'ovidutto per tratti piuttosto estesi; che la vitalità loro è considerevole poichè femmine separate dai maschi il 19 Febbraio hanno continuato fino al di 11 di Aprile a emettere uova fecondate; che infine le ricerche recenti di BORN¹⁾ ci hanno indubbiamente dimostrato come le uova di alcuni Anfibi (*Triton*), si trovino

¹⁾ BORN, Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei *Triton taeniatus*. Anat. Anzeiger. Jahrg. 7. 1892. pag. 772—803.

esse nella cavità addominale appena uscite cioè dai rispettivi follicoli, o nelle varie porzioni dell' ovidutto, sono fecondabili ed hanno la proprietà di svilupparsi; con queste differenze che tanto meno sono avanzate nella loro maturazione e tanto più tardiva è la comparsa dei solchi di segmentazione e tanto più precoce è lo stadio di sviluppo nel quale si estingue completamente la loro vitalità. Mettendo ora in relazione questi fatti con i risultati delle mie osservazioni sulla *Salamandrina*, mi sembra giusto arrivare a questa conclusione: I solchi che si presentano alla superficie di uova credute infecondate e che appariscono molto tardivamente e che servono a dividere l'uovo in due o più segmenti non sono alle volte espressione ne di partenogenesi ne di frammentazione sebbene alcuni caratteri, come ad esempio, la mancanza di nucleo nel maggior numero dei segmenti parli in favore di quest' ultima. Non sono espressione ne di partenogenesi ne di frammentazione poichè, credo, si tratti di uova veramente fecondate. A questo proposito ecco quale è la mia opinione: O si tratta di uova fecondate nelle più alte porzioni dell' ovidutto e quindi in uno stato di maturazione troppo incompleta; o di uova fecondate nella porzione più caudale dell' ovidutto e quindi normali in rapporto al tempo in cui negli Urodeli suole accadere la fecondazione, nelle quali o per debolezza dell' elemento fecondante questo processo non si è compiuto con la dovuta intensità e lo stimolo esercitato dallo spermatozoo è stato così lieve che l'uovo lo ha appena risentito; oppure accaduta una fecondazione normale questa è venuta ad essere disturbata poco appresso da qualche causa di natura per noi mal determinabile. Nell' un caso o nell' altro si spiegano facilmente e chiaramente, la ritardata comparsa dei solchi di segmentazione, l'irregolarità loro e l'essere essi nel maggior numero dei casi incompleti, la scarsezza dei nuclei e i segni di alterazione protoplasmatica. Io non posso dire a quale grado di sviluppo sarebbero arrivate le uova da me raccolte, poichè io le ho fissate che conservavano ancora apparente la loro vitalità. Ma le alterazioni protoplasmatiche, di cui ho sopra tenuto parola, mi autorizzano a ritenere che non sarebbero più altre progredite nel loro sviluppo. Sarebbe stato interessante seguire il modo e stabilire il tempo di formazione dei solchi che ho descritti e raffigurati; ma la straordinaria scarsezza del materiale derivante dalla maniera con la quale io l'ho raccolto per rimanere rigorosamente nelle più perfette condizioni fisiologiche e il desiderio di non provocare stimoli meccanici o di altra natura

in dette uova, inevitabili quando si abbia bisogno di esaminarle spesso, giustificano appieno se io non ho potuto fare quanto, lo riconosco, sarebbe stato del più alto interesse mettere in evidenza.

Zusammenfassung.

Die Untersuchungen, welche ich über die Oolyse bei den urodelen Amphibien anstellte, zerfallen in drei Theile: der erste betrifft das Studium der unbefruchteten und normal abgelegten Eier; der zweite dasjenige der experimentell erzeugten Degeneration der Ovarialeier; der dritte das Studium der Alterationen, welche die befruchteten und zu verschiedenen Zeiten ihrer Entwicklung abgelegten Eier erfahren. Die vorliegende Arbeit umfasst nur den ersten Theil.

Beim nichtbefruchteten Ei von *Salamandrina perspicillata* gelangt der weibliche Vorkern nicht zur Ausbildung; die Überreste der Richtungsspindel nach Ausstoßung der beiden Polkörper verlieren sich unter langsamen und stufenweisen Veränderungen an der Stelle, wo die Richtungsspindel selbst sich ursprünglich gebildet hatte. Hinsichtlich der sogenannten parthenogenetischen Furchung bin ich geneigt, mich der Ansicht anzuschließen, dass die betreffenden Erscheinungen keine rein vitalen Vorgänge, sondern Folgeerscheinungen von abnormen Veränderungen sind. Ich glaube indessen, dass es in manchen Fällen, auch wenn gewisse Anzeichen dafür sprechen, sich nicht um Fragmentation handelt, wenigstens so weit es die Urodelen angeht. Bei diesen Amphibien ist die Befruchtung eine innere, die Spermatozoen besitzen große Vitalität und können ziemlich lange Strecken im Oviduct aufwärts wandern. Nun sind einzelne Eier, die nach den Einen parthenogenetisch segmentirt, nach Anderen einfach fragmentirt sind, meiner Meinung nach entweder im unreifen Zustande oder von Spermatozoen mit herabgesetzter Vitalität befruchtet worden; oder sie waren normal befruchtet und die Befruchtung erfuhr aus irgendwelchen Gründen eine Störung. So erklärt sich ohne Schwierigkeit das beträchtlich verspätete Auftreten der Furchen, ihre Unregelmäßigkeit, ihr Unvollständigbleiben in den meisten Fällen, ferner die spärliche Zahl von Kernen und die mehr oder weniger deutlichen Zeichen protoplasmatischer Alterationen. Jene Eier endlich, welche zwar äußerlich Furchen zeigen, aber nicht in Segmente zerlegt werden, und bei welchen gleichzeitig Störungen in der Zusammensetzung auftraten, müssen, nach meiner Meinung, aus vielen Gründen als unbefruchtete und alterirte, in beginnender Zersetzung begriffene Eier aufgefasst werden.

Autori consultati.

- BOVERI, Zellen-Studien. Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Jena 1888.
O. und R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena 1887.

- SOBOTTA, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. 45. H. 1. 1895.
- Derselbe, Über die Befruchtung des Wirbelthierereies. *Sitzungsber. der physikalisch-medicin. Gesellsch. zu Würzburg.* Jahrg. 1896. Nr. 2—3.
- TAFANI, I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. *Pubblicazioni del R° Istituto di studi superiori pratici e di perfezionamento in Firenze. Sezione di Medicina e Chirurgia.* Firenze 1889.
- VIALLETON, Recherches sur les premières phases du développement de la seiche (*Sepia officinalis*). *Annales des Sciences naturelles. Zoologie.* 1888. Citato da TAFANI.
- ZOIA, R., Stato attuale degli studi sulla fecondazione. *Bollettino scientifico di Pavia.* Anno XVIII°—XIX°. 1896—97.
- WHITMAN, The kinetic phenomena of the egg during maturation and fecundation (*Oökinesis*). *Journal of Morphology.* Vol. 1. No. 2. 1887. Citato da TAFANI.

Per quello che riguarda la letteratura sulla segmentazione partenogenetica essa si trova esposta nella memoria di

- D. BARFURTH, Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnerereies. *Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen.* Bd. II. Heft 3. 1895. e in quella di

- JANOŠIK, Die Atrophie der Follikel und ein seltsames Verhalten der Eizelle. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. 48. Heft 2. 1896.

Alle memorie citate da questi due autori va aggiunta quella di

- HANS DEHNER, Über die sogenannte parthenogenetische Furchung des Froschereies. *Verhandl. d. physikalisch-medicin. Gesellsch. zu Würzburg.* N. F. XXVI. Bd. Nr. 1.

Spiegazione delle figure su tav. IX.

Tutte le figure sono state disegnate con la camera chiara di ABBE; obb. 1 NACHET ocul. 2, tubo chiuso.

- Fig. 1. Uovo fissato dopo circa 30 ore dalla emissione.
- Fig. 3. " " " " 56 ore " "
- Fig. 4—5. Uova fissate " " 48 ore " "
- Fig. 2—6. " " " " 80 ore " "

Experiments on the Early Development of the Amphibian Embryo

under the influence of Ringer¹⁾ and salt solutions.

By

Chas. B. Wilson.

With plate X and XI.

Eingegangen am 1. Juli 1897.

Many experiments have recently been made upon the physiology of the development of various eggs in order to arrive at a better understanding of the nature of the process, and to determine, as far as possible, what forces are concerned in it.

For this purpose eggs have been subjected to the action of various drugs; they have been exposed to temperatures abnormally high or low, and have been reared under other unfavorable conditions. By a comparison of these investigations with those pursued under normal conditions several interesting and important results have been obtained, which throw considerable light on the phenomena of early development and cleavage.

But in almost every instance the experiments were performed upon the eggs of a single species, which were fertilized artificially and placed in the solution or subjected to the abnormal conditions before they had begun to segment. The results, therefore, have been somewhat limited, and it has been difficult to compare them, owing to differences in the conditions under which they were obtained. In actual life the young embryos are more apt to meet changes in their environment during later periods of growth than to find themselves at the beginning under abnormal conditions which afterward remain unchanged.

¹⁾ For composition of RINGER solution see foot-note on pag. 627.

Accordingly the following experiments have been performed upon different species simultaneously, and upon the same species at different periods in its growth, with a view to determine, if possible, some relation between changes in environment and rapidity of growth, and more especially between such changes and the period of development at which they occur.

The eggs of the common spotted salamander (*Amblystoma punctatum*), the large wood frog (*Rana temporaria*), and one of the smaller wood frogs (*Chorophilus triseriatus*), were chosen because they seemed particularly adapted for such experiments in two essential particulars:

They are quite common in the vicinity of Baltimore, and often the three kinds can be found side by side in the same pool. The second and more important essential is that they vary greatly in the rapidity with which they develop.

The *Amblystoma* eggs, as determined first by CLARKE (8), and later by EYCLESHYMER (14) and others, develop very slowly.

According to EYCLESHYMER the rate of development is as follows:

Several hours intervene after fertilization before cleavage begins. For this reason these eggs are more often found in an unsegmented condition in the pools than those of the other two species. The first cleavage occupies an hour and fifty minutes or more, the second about an hour and forty minutes. From this point segmentation progresses more rapidly, but unevenly, over the two hemispheres. Gastrulation begins sixty hours after the first cleavage and the blastopore closes about eighteen hours later. The embryo escapes from the egg membranes in from eighteen to twenty-one days, and reaches the adult condition in about one hundred days.

The eggs of the large wood frog (*Rana*) develop more rapidly.

Only a short time intervenes between fertilization and cleavage—an hour or two. For this reason the eggs must usually be obtained very early in the morning if they are to be found unsegmented. The first cleavage occupies about an hour and the second somewhat less, while the third and all subsequent cleavages occur at much shorter intervals. Gastrulation begins toward the close of the second day, and is completed eight or ten hours later. The embryo escapes from the egg membranes during the latter half of the second week and reaches the adult condition in about ten weeks (70 days).

Being unable to find any account of the development of *Choro-*

philus triseriatus, I was compelled to determine it for myself since this point was essential to the experiments. The development was found to be peculiar in several interesting particulars and was published in the American Naturalist for Sept. 1st 1896 (50). Briefly the results are as follows: At ordinary temperatures segmentation begins within an hour after fertilization and progresses so rapidly that gastrulation takes place during the first twelve hours, and the tadpole escapes from the egg membranes by the second or third day. There is thus a difference of 25% to 30% between the first species, while between the large and small wood frogs it is even more than this, 40 to 50%.

In tabular form these three species present the following relative rapidity of development, the times given being the average from a large number of observations in each case:

Species	Fertilization to 1st Cleav.	Cleavage Periods			Gastrulation		External Gills	Adult Form
		1st	2nd	3rd	Begins	Ends		
Amblystoma	10 hrs.	110 mins.	100 mins.	100 mins.	60 hrs.	78 hrs.	19 days	100 days
Rana. . . .	3—5 -	75 -	60 -	50 -	42 -	50 -	14 -	70 -
Chorophilus.	1—2 -	30 -	40 -	30 -	11 -	13 -	3 1/2 -	30 -

Methods of Manipulation.

Since the experiments were to be performed upon eggs in different stages of development no effort was made to fertilize them artificially. They were taken directly from the pools and placed in the solutions in shallow dishes under a receiver. Moistened blotting-paper was put beside them to prevent evaporation with its consequent increases in the percentage of the solution. The latter was also replaced from time to time by a fresh supply in order to secure the best results.

The eggs were kept in a well lighted room where they received the sunlight about one hour during the day. The temperature was very uniform and stood at about 70 F.

Before the eggs were placed in the solutions the stage of development was carefully determined, and as a further safeguard samples were preserved and afterward sectioned. For hardening PERENYI's weaker fluid was used followed by graded alcohols.

The author desires to acknowledge his indebtedness to Dr. E. A. ANDREWS of Johns Hopkins University for the suggestions

which originally led to the undertaking of the experiments, and for much subsequent advice and assistance.

To Prof. JOHN M. TYLER and Librarian WM. I. FLETCHER of Amherst College sincere thanks are due for the free use of the Reference Library, an invaluable aid in any investigation, and to Prof. HARRIS H. WILDER for a similar privilege at Smith College.

Experiments with 0.6% salt solution.

Two bunches of *Amblystoma* Eggs were obtained on March 7th. In one of these the eggs were unsegmented, in the other they were in the blastula stage.

Both bunches were used to verify experiments undertaken upon the same species at the suggestion of Dr. ANDREWS in the spring of 1895. An effort was then made to ascertain whether the results obtained by O. HERTWIG (23) upon *R. esculenta*, and *R. fusca* would also hold true for *Amblystoma* and *R. temporaria*.

In HERTWIG's experiments >thoroughly healthy< eggs were first fertilized and allowed to lie for an hour and a half. They were then put into six different solutions of common salt, of strengths varying from 0.5% to 1%. HERTWIG found that the 0.6% solution yielded the most interesting results and accordingly that strength was used in the present instance. But he was unable to carry any embryos beyond the sixth day through lack of material.

In attempting to verify his experiments it was determined to rear some of the embryos at least to the formation of the internal gills, or the true tadpole stage. The attempt proved successful and fully developed tadpoles were obtained, while HERTWIG's results were verified in nearly every essential particular. There were several important differences in detail, however, and since the present investigations were carried so much further than his they furnish much that is new and interesting.

General Results.

All the eggs were removed from the gelatine, and half of each bunch were freed entirely from the surrounding membranes. Those in the blastula stage were put into a 0.4% solution, while the unsegmented eggs were placed in a 0.6% solution. The eggs from which the membranes were removed developed to the closing of the neural folds and then all died. Of the remainder, those in the 0.6%

solution developed without any loss, being used up gradually in the preservation of material at regular intervals. Those in the 0.4% solution for some reason died before escaping from the egg membranes. From a careful study of the eggs developed in the 0.6% solution by means of surface views taken while the eggs were still alive, and by sections of the preserved material we can trace the following

Development of the Embryo. Segmentation.

Segmentation is considerably delayed and resembles very closely that of eggs subjected to a low temperature, as noted by HERTWIG (23). Sections of eggs taken during segmentation reveal the fact that the nucleus divides some little time before the protoplasm, and cells may often be found in which the nucleus has divided while the protoplasm still remains undivided. The same is true of cells at or near the centers of activity in all subsequent development. As a result karyokinetic figures are of frequent occurrence. Indeed I would venture to suggest this method of development in a 0.6% salt solution as a useful means in karyokinetic investigation. We see clearly, therefore, that the egg is affected in its different parts unequally by the salt solution, the vegetative half being hindered more than the animal half as HERTWIG notes. There is also a corresponding inequality in each cell, the protoplasm being affected more than the nucleus, as LOEB has well shown (33).

Segmentation Cavity.

At the end of the third day the yolk cells are still very large. In section they appear as spherical masses made up of coarse granules and lying loosely in the segmentation cavity, many of them entirely free (Fig. 11). Consequently the floor of the cavity is not clearly defined as in the normal egg, but it is very irregular, and the large cells forming the yolk plug fuse toward the surface into a coarsely granular homogeneous mass. This irregularity of the yolk cells is found in subsequent stages, and makes it difficult, sometimes, to determine the exact arrangement of different parts. There are no traces of any ectoderm covering this yolk plug, the outer cells being like the inner ones save for the presence of pigment (Figs. 12 and 13).

Gastrulation.

EYCLESYMER (14) states that invagination always begins nearer the equator than the vegetative pole in normal eggs, and that it

starts as an irregular broken line lying just below the equator and formed by the union of a number of cleavage furrows. In the present instance this line is even more irregular and angular, and it begins much nearer the vegetative pole (Figs. 1 and 2). It bears the same relation to the more deeply pigmented area of the superior hemisphere as in normal development and as noted by TSUDA (39), in *Rana temporaria*, i. e., it starts just beneath it. The pigmented cells, however, as can be seen from Fig. 1, which represents a camera lucida drawing of the surface of a living egg, stop at some little distance from the edge of the blastopore, and the latter is wholly surrounded by large yolk cells which are entirely free from pigment. Moreover these are the largest of the yolk cells, and should be, therefore, those formed at or near the vegetative pole. CLARKE (8) states that invagination normally begins at the vegetative pole in *Amblystoma*, while F. HOUSSAY finds the same true for the *Axolotl* (26), JORDAN for the Newt (29), and TSUDA for *Rana temporaria* (39). The present experiments would seem to yield good testimony in the same direction.

At first the gastrula groove is much branched and follows almost exactly the boundary lines between some of these large yolk cells. But it becomes more even later on and turns upward, eventually running around the egg about one third the distance from the vegetative pole. This may be seen in Fig. 2, another surface view of a living egg farther developed. Here the furrow is crescentic and comparatively regular, but at first the convex side of the crescent, instead of the concave side, is turned toward the yolk field. I fully agree with MORGAN that the yolk exposed is somewhat more than would be enclosed by the normal blastopore, and that any statement as to the extent of white closed over by normal embryos, based on these abnormal embryos, will give an erroneous conclusion (39).

Formation of the Pigment.

The pigment is formed in situ in the yolk cells themselves, and can be seen as minute dark spots upon their surface. It certainly cannot be regarded as in any way of ectodermal origin for no ectoderm is formed over the yolk plug. But it does seem to be intimately associated with the centers of physiological activity as JORDAN suggests.

In normal development it does not usually appear among the

yolk cells, except to darken their borders, and to color the cells along both sides of the archenteric cleft. JORDAN has suggested that the relative lack of pigment in certain cells is due to a 'more sluggish metabolism attendant upon less rapid cell division' (30).

We do know that where cell division is especially rapid, as in the vertebral somites and the ventricles of the brain, there is always an accumulation of pigment. The same thing exists in these *Amblystoma* embryos, but other conditions indicate quite conclusively that such an accumulation cannot be due merely to absolute activity, nor can the lack of it depend on sluggish division. The salt solution retards development and cell division is more sluggish than in normal embryos. This is especially true in the yolk cells. But in these embryos and more noticeably in those reared in RINGER solution, where the division is even more sluggish, nearly every yolk cell contains a large amount of pigment gathered around its nucleus. In the external cells it appears at the surface. We have here, then, an increase in pigment combined with a decrease in activity.

The cells within the blastopore crescent are first very large and entirely free from pigment. But they soon divide and each of the resultant cells acquires a small amount of pigment near its center (fig. 2). In subsequent division the pigment is also divided and appears at the center of the resultant cells. It gradually increases in amount until at the formation of the neural folds it appears at the center of all the cells (figs. 3 and 4). At the closing of the folds (fig. 5) the pigment spots cover a large portion of the cell, and still later in development (fig. 6) they have increased sufficiently to color the whole surface of the yolk nearly as dark as the surrounding ectoderm. The cells themselves, however, remain very large compared with the ectoderm cells. There seems to be, therefore, a well defined growth of pigment *in situ*, and in all subsequent development the surface of the yolk is approximately the same color as the ectoderm, but traces of the peculiar mottled appearance remain for some time (fig. 6). In the normal embryo such yolk cells are not very active and they are still less so here. But there is, in all probability, a greater difference in the relative activities of nucleus and protoplasm in these eggs, and hence, compared with its surroundings, the nucleus may be considered as quite active. It is probably this relative activity of the nucleus, rather than any absolute activity, which it certainly does not possess, that accounts for the accumulation of pigment around it.

The irregularity of the border between the pigmented and the light area is very noticeable during gastrulation. This is well shown in fig. 1. At some points the pigment extends far up toward the blastopore crescent in loose irregular streaks and blotches, while elsewhere it has been advanced but little beyond the equator. The cells in the dark blotches are of the same size as those in the light areas at the same level, and are much larger than the ectodermal cells. This irregularity cannot be explained, therefore, by a difference in the down growth of the pigmented cells of the upper hemisphere. It persists even after the formation of the blastopore ring and must be due to the inequality of the yolk cells themselves, and the consequent difference in the influence of the salt upon them.

A study of sections shows that no ectoderm is formed over the yolk plug, but that this darkening is due to the formation of pigment *in situ* (figs. 12 and 13).

TSUDA (39) found in *Rana temporaria* that 'the growth of pigment does not correspond in any way to the growth of new ectoderm cells, but . . . varies in various lots of eggs of the same stage procured at different times'. That is, eggs from different females vary considerably in the amount of pigment they contain at any given stage in development.

But she further states that 'all the eggs of the same stage from one cluster are alike in quantity of pigment'. In these eggs not even this was true, but different eggs from the same cluster varied considerably in the amount and distribution of pigment.

TSUDA concludes that the amount of pigment varies with the conditions previous to the beginning of segmentation. It would seem fair to add that conditions may also arise during segmentation which will modify the pigment considerably: or even cause it to appear abundantly in places where it is not usually found at all.

The Fate of the Blastopore.

Concerning this much discussed question the embryos developed in salt solution present many interesting details.

In the first place the real abnormality in such development lies in its retardation. These *Amblystoma* eggs produced in twenty days embryos which in outward appearance were exactly like others reared normally in a little more than half the time (fig. 8). And a study of sections did not reveal any essential difference.

This retardation renders it possible to follow more easily the exact method of development, and we can determine the following facts:

1. There is no closing of the blastopore previous to the formation of the (temporary) anus as in normal development, but the yolk plug remains exposed until after the external gills and the heart have been formed. By this time the primitive gut is well developed and its different parts are performing their individual functions. Hence, in these embryos the formation of an anus capable of functioning as such is not at all dependent upon a previous closure of the blastopore.

2. The anus certainly occupies the anterior portion of the blastopore so long as the yolk plug remains exposed. This seems at first sight a direct contradiction of the results obtained by MORGAN, CLARKE and others, but it will be found upon further examination that it really supports their statements. Let it be remembered that the retardation is more effective upon the passive yolk cells than upon the active pigment cells. Hence we may expect to find any process in normal development intimately connected with these yolk cells very much delayed. It might even be possible for one stage in the process to occupy a considerable period of time, and that is just what occurs in the present instance.

In the normal development of *Amblystoma*, the archenteron forms a cavity which is large and deep anteriorly, but posteriorly narrows from before backward as it passes down to the anus, while it remains wide from side to side. This was first pointed out by MORGAN and has been amply confirmed during the present investigations. It is well shown in fig. 21, which represents a longitudinal median section of a normal embryo just after the closing of the blastopore. We see that in front the cavity extends down almost to the ventral surface of the embryo, while posteriorly it is pushed upward to the dorsal surface. The whole ventral portion in this posterior region is occupied by the mass of yolk cells which gradually withdraw into the blastopore as the latter closes. This closure of the blastopore, as recently determined by EYCLESHYMER and MORGAN for *Amblystoma*, and by JORDAN for the Newt takes place as follows: There is first a convergence of cells from all parts of the margin at a uniform rate. This process is gradually modified by the more rapid movement of cells on either side, which press in toward the mid-line until the blastopore becomes a longitudinal slit. Soon they

meet along the middle of the slit and fuse, leaving a small circular orifice at either end. The anterior of these openings is the neuro-pore, the posterior becomes the permanent anus. In embryos developed in salt solution there is at first a similar uniform convergence of cells from all parts of the blastopore margin, but this is quickly stopped. There is no rapid growth of the cells at the sides, and consequently no elongation of the blastopore. This cannot be explained by the influence of the salt solution, for if that had any effect at all, it would increase the difference between the activity of the cells at the sides and those at the ends of the blastopore i. e. it would retard the more active side cells less than the comparatively sluggish cells at the ends.

There is also positive evidence in later development that the side cells retain their activity. We are compelled, therefore, to look elsewhere for our explanation. If we examine a median longitudinal section of one of these salt embryos at this period we find that the archenteron is of about the same depth throughout its entire length (fig. 18). The cells of the yolk plug have not withdrawn from the blastopore, and hence do not fill up the posterior part of the archenteron.

The dorsal lip of the blastopore is larger, thicker, and rounded inward more than normally. This is due to a combination of circumstances.

In the first place the lip is hindered in its downward growth by the non-withdrawal of the yolk plug. As it elongates, therefore, it would tend to enlarge at the end, to round inward, and probably to lift up the dorsal surface of the embryo somewhat.

A second reason is found in the fact just mentioned, that the sides of the blastopore border cannot move inward to meet along the mid-line. That they tend to do so normally shows that they must possess considerable activity. In the present instance some other mode of exercise must be found for this activity. It is found in a migration of cells from the lateral borders toward the dorsal mid-line, and a consequent accumulation of material at that point. This contributes to the enlargement of the dorsal lip.

3. That there is such a migration of cells, and that the closing of the blastopore is here due not to a backward extension of all the material of the dorsal lip over the yolk, but only of its central portion, as MORGAN has suggested for the development of *Rana*, is clearly shown from the following considerations.

When first formed the medullary folds extend around the blastopore on either side nearly to its posterior end. As they gradually fuse beginning at the anterior end of the embryo, it is evident that when the fusion reaches the blastopore it must stop there unless some such migration takes place. The folds along the sides of the blastopore cannot come together over the yolk plug.

The fusion does not stop, however, for the folds along the sides of the blastopore disappear. Furthermore the dorsal lip of the blastopore, in the median line only, begins to grow backward over the yolk plug as seen in figs. 6 and 19. Such a growth could only take place by new tissue coming up to the middle line from the sides, and placing itself with or behind the cells already present in the dorsal lip.

HERTWIG says that in normal development the blastopore border, with the exception of the small portion which becomes the anus, thus serves for the origin of the dorsal organs, but that the greater portion of the border remained unused in his salt embryos (*Rana esculenta*), and simply surrounded the yolk fields.

It is interesting to note that in these *Amblystoma* embryos whose development was carried so much farther than that of his *Ranas*, we find a similar condition at first, but later on there is good evidence that the greater portion of the border does take part in the formation of the dorsal organs.

The fact that this backward growth is compelled by the presence of the yolk plug to take place horizontally instead of vertically, and the fact that the posterior lip of the blastopore remains free from yolk cells leaves the opening of the blastopore, the anus, where it was before, at the anterior end of the blastopore under the dorsal lip (fig. 12). Attention is called to the fact that during all this time the blastopore occupies the ventral portion of the posterior end of the embryo, and that the anus opens posteriorly, not ventrally.

The backward extension of the dorsal lip of the blastopore sometimes results in the production of abnormalities, owing to the fact that it remains free from the yolk.

One of the most common of these is seen in fig. 10. Here instead of growing downward over the yolk plug as is usually the case, the tail of the embryo has turned upward and grown directly away from it. This is much more common in *Rana* than in *Amblystoma* and is probably due to the fact that the cells on

the ventral surface of the tail increase more rapidly than the others.

4. The blastopore retains its position at the posterior end of the embryo for several days; the yolk cells then begin to withdraw very slowly. At the same time the dorsal lip of the blastopore grows down vertically over the yolk cells, while the archenteric cavity becomes narrowed by the withdrawal of the yolk cells into its posterior ventral portion (fig. 20). This process continues slowly for five or six days, the blastopore growing steadily smaller, until finally, between the 17th and 20th days the dorsal lip has reached the ventral lip (fig. 14). The anus now occupies what was originally the posterior portion of the blastopore and opens ventrally instead of posteriorly. The embryo has become normal in its outward appearance.

During this growth the anus has changed its position gradually, and has occupied successively every portion of the dorsoventral diameter of the blastopore.

This gradual closure of the blastopore can be well seen in figs. 17 to 20, which are a series of longitudinal median sections taken from embryos in different stages of development. Figs. 12 to 14 show the enlarged posterior ends of another similar series.

5. We are fully conscious that we are dealing here with abnormal conditions of development, and that the greatest care must always be exercised in reasoning from the abnormal to the normal. But from the fact that the abnormality in the present instance is chiefly a retardation, from which a normal embryo is ultimately developed, it would seem as if we might infer that in the normal closing of the blastopore the withdrawal of the yolk cells is a more important factor than has been hitherto supposed.

They are usually regarded as inert and insignificant factors in development, remaining passive while the active pigment cells grow down over them and push them in. From a study of these embryos, however, it would seem that they are really the active agents of their own withdrawal, and when in any way their vitality is impaired or hindered, the pigment cells have to wait for them to act before they can accomplish their own work. In fact the whole closure of the blastopore, in these embryos at least, seems hinged on the withdrawal of the yolk cells. It is possible that the difference in the modes of closure of the blastopore noted by different authors may depend quite as much upon variations in the activity and mode

of withdrawal of the yolk cells as upon individual peculiarities of the pigment cells.

6. It will be readily seen that a separate neuropore cannot be formed in these embryos. Ordinarily when the sides of the blastopore meet and fuse at the mid-line two openings are left, the anterior of which is the neuropore.

Here, however, as the blastopore gradually closes, the anus always occupies its extreme anterior end and there can be no opening in front of it. In the development of the Newt JORDAN shows that the relative position of neuropore and anus cannot be constant, but that the latter may lie in almost any portion of the original mid-line through the blastopore (29). Several figures are given showing different distances between anus and neuropore, the two being usually quite close together. All that separates them is a varying length of the fused sides of the blastopore. In these embryos the sides of the blastopore do not fuse and hence there is nothing to separate neuropore and anus and the two coincide in one common opening.

The neuropore is ordinarily quite transitory and even in the present slow development cannot be regarded as sharing this opening very long.

Is this fusion of neuropore and anus at the anterior border of the blastopore of any significance in determining whether this anterior portion of the blastopore primitively opened freely, and has been only secondarily caught in as the neurenteric canal by the precocious closing of the medullary folds? (29) It is certainly quite suggestive.

Experiments with Ringer solution ¹⁾.

A second lot of eggs was obtained on March 20th from pools covered with ice a quarter of an inch thick. This lot included all three kinds, *Rana*, *Chorophilus*, and *Amblystoma*. Two large bunches of *Rana* eggs were still unsegmented while the remainder were in the gastrula stage. The *Chorophilus* and *Amblystoma* eggs were all in the blastula stage.

¹⁾ The Composition of RINGER Solution is:

Normal salt solution (0.75%)	100 cc.
Potassium Chloride solution (1%)	3 -
Calcium Phosphate added to saturation.	

Samples of each kind of eggs were placed in four different solutions, viz.

1. RINGER solution undiluted.
2. - - diluted one third with water.
3. - - - - half.
4. - - - two thirds.

The results obtained from the eggs in advanced stages of development can be considered more appropriately later, and we will concern ourselves here with the experiments upon unsegmented eggs (*Rana*) only.

Most of the eggs were left in the jelly as they were found except that the bunches were divided once or twice to reduce the bulk. Some of them, however, were removed from the egg membranes and placed in the solution entirely free. These developed as far as the closing of the neural folds and then all quickly died. By comparing this result with that obtained in salt solution, it seems reasonable to suppose that the closing of the neural folds represents a critical period in the development of these embryos.

Such a conclusion is strengthened by the following facts. In every bunch of eggs there is considerable difference in the rate of development. Some eggs reach the stage just mentioned sooner than others. These were usually the first to die, while those that developed more slowly lived until they reached the same stage. Thus the deaths were not simultaneous, but they did all take place at about the same development period.

Furthermore the very thing occurred which would be naturally expected-viz. a few eggs produced embryos more vigorous than the rest, and these developed for two or three days beyond the closing of the folds, and then gradually weakened and died. In every instance there was no more than the average loss previous to this stage. There must be something, therefore, nearly simultaneous with the closing of the neural folds, which renders this particular period fatal to embryos deprived of the protection afforded by the egg membranes. This something appears to be the:

Ciliation of the Larva.

This was first recognized by CLARKE in '80, but has been doubted or entirely overlooked by others. Very recently (Feb. '96) ASSHETON (2) has worked out the ciliation of *Rana temporaria*, and

of the Newt, *Triton cristatus*. He finds that the first indications of cilia in both species occur shortly before, or just at the time of the closing of the neural folds. The cilia are developed first upon the lateral expansions of the neural plates, and along its edges, and produce a current whose direction is from before backwards. Later a similar current is produced by cilia upon the ventral surface. The ciliation spreads rapidly until the whole embryo is covered, but the currents differ much in intensity, and are specially developed in certain regions.

ASSHETON concludes that there can be very little doubt that the purpose of this ciliation is respiratory. Such a conclusion is of special significance when taken in connection with the facts observed in the present experiments. In normal embryos the movement of the cilia produces not only a current in the surrounding medium, but also a horizontal rotary motion of the embryo itself within the inner egg membranes. This motion is increased by both salt and RINGER solutions and becomes so persistent that patient watching fails to catch the embryo at rest long enough to sketch it with a camera lucida. In order to obtain this it must first be killed. The cilia are so strong in some instances as to produce the same motion in embryos lying free upon the bottom of the dish, and these, so far as could be determined, were the ones which lived beyond the closing of the neural folds. Ordinarily, however, the greater amount of friction to be overcome against the bottom of the dish rendered such motion impossible. As can be seen from figs. 15 and 16 the chief areas of ciliation are the head, the neck, and a broad band extending obliquely across the sides of the body. When the embryo is freed from the membranes its weight causes it to rest upon one side on the bottom of the dish, and consequently the cilia upon that side are rendered practically useless. In its normal position within the egg membranes the fluid which surrounds it is denser than water, and hence more nearly of the same specific gravity as the embryo itself, and the latter has no difficulty in keeping free from the membrane. Furthermore the jelly in which the eggs are enveloped is comparatively thick and firm during earlier development, but gradually softens, and finally goes to pieces and allows the larvae to escape. There would seem to be established in this way a delicate adjustment of osmosis, whereby the larva is carried safely beyond the ciliated period and initiated gradually into the less dense medium. The rotary motion produced by the cilia, therefore, is probably of

considerable importance, and its failure under adverse circumstances results fatally.

The first sign of ciliation in these *Amblystoma* embryos consists of a backward movement along the neural folds on the posterior surface, just as in *Rana*. The two figures given in figs. 15 and 16 are camera lucida drawings of normal embryos showing the currents generated by the cilia after the neural folds have closed (fig. 15), and again twelve hours later (fig. 16). The cilia are confined chiefly to the head, neck, and side of the body. Their motion can be plainly seen under a good handlens, and the currents are easily made out with the aid of a little chalk dust or other light colored insoluble powder sprinkled in the water. In the earlier stage (fig. 15) the strongest current starts from the dorsal surface just behind the head and sweeps backward and downward around the side of the neck to the ventral surface just outside the heart.

It thus covers exactly the position occupied in later development by the gills. Another current starts from the anterior extremity of the head and moves backward along the ventral surface until it joins the first near the heart. The two then divide and pass backward in a broad band along either side of the body to the posterior extremity, broadening gradually as they go. A third current seems to be a portion of the second, which separates from it on either side just below the eye and circles around the latter.

In the later stage (fig. 16), the current which passes across the position of the future gills continues to be the strongest. But now it unites with it's fellow from the opposite side, and the two, joined by the second current which maintains it's former position, proceed backward along the ventral surface. The whole side of the body is covered by a very broad and comparatively feeble current which takes its origin at the dorsal surface just behind the neck and runs backward along the side of the body, bending toward the ventral surface just before it reaches the posterior extremity.

The ciliation of these *Amblystoma* embryos thus resembles very closely that given by ASSHETON for *Rana* and the Newt, *Triton cristatus*, especially in the strong current passing over the position of the future gills. This fact serves to emphasize still further his conclusion that its function is respiratory.

With reference to the currents about the stomodeum I was unable to determine anything definite save that such currents do exist.

Comparative Influence of Solutions upon Eggs and Embryos in Different Stages of Development.

It remains for us to determine, if possible, the relation of the influence of these solutions to the rapidity of development on the one hand, and on the other to the period of development at which the embryos are first subjected to that influence.

In order to ascertain these points the following experiments were instituted.

Care was taken to determine exactly the condition of the egg or embryo before it was placed in the solution. For this purpose in all doubtful cases samples were preserved, and the final decision was made only after sectioning.

The experiments include all three species of amphibians, and many different stages in the development of each. So far as these species are concerned, therefore, the conclusions are trustworthy.

Experiment 1. A single bunch of *Rana* eggs was obtained on March 23rd which, when examined, proved to have the third furrow just developed.

One hundred of these were cut out of the egg membranes and placed free in a 0.6% salt solution, with as many more left within the membranes. The remainder of the eggs were allowed to develop normally for 24 hours, when two hundred more were placed in the salt solution under the same conditions. The rest again developed normally for 24 hours and were then all put in the salt solution. All eggs placed in the solution free from the membranes developed to the closing of the neural folds with a loss of less than 10%, but then, or within 24 hours after, they all died. Those which had been left for 48 hours had nearly reached this stage before being placed in the solution, and so lived but a few hours longer. The first lot stopped segmenting altogether for a short time when placed in the solution, and then began again. The second lot seemed to stop for a longer period than the first, and the third lot longer than the second. The actual time was not taken, so that only a rough comparison could be made, but enough was observed to suggest that the effect of the solution was increased with the age of the embryo.

This suggestion was the only outcome of the experiments, for these embryos all died on or before March 30th.

Experiment 2. Some *Rana* eggs in the 4 cell stage were removed from the jelly, but left within the membranes, and placed in RINGER solution on March 27th.

They remained dormant for about two hours (this time is the average for all the eggs, of course there were many variations due to individual differences). They then gradually recovered and developed in all respects like those reared by HERTWIG and others in salt solution.

In later development these eggs showed the appearance and gradual growth of the cilia over the ectoderm very finely. It was possible to verify upon them the ciliated tracts and currents given by ASSHETON for the same species. For twelve days there was very little loss, but they then began to die quite rapidly and were all dead by the 15th day.

They were also considerably contorted as though the solution had affected the pigment cells in different portions of the body unequally. In ordinary development individual peculiarities are found in eggs from different bunches i. e. those laid by different females.

These solutions seem to magnify such peculiarities, and this factor must always be taken into consideration when comparing the effects produced by the solutions.

The development of different eggs in the same bunch is approximately uniform, and so the retarding influence produces nearly the same effect upon them all.

Experiment 3. Some *Rana* eggs in the 16 cell stage were placed in RINGER solution under the same conditions as those of Experiment 2. These remained dormant for a slightly longer period. This may have been due in part to individual differences in the two bunches of eggs, but subsequent experiments go to prove that it was partly also the result of their advance in development.

The solution seemed to have more influence over the yolk cells in these eggs and an enormous yolk plug protruded from the blastopore. The pigment was unable to cover this surface and so it remained light colored at the center, with numerous dark streaks running over it around the border. Ten individuals ($16\frac{2}{3}\%$) out of this lot were developed to the appearance of the external gills, which occurred on the 15th day. These were then preserved for further examination.

The proportion of eggs which died during development was much larger than in either of the previous experiments.

Experiment 4. A fourth lot of *Rana* eggs in advanced segmentation (64 cells onward) were placed in RINGER solution at the same time with those of Experiment 3, and were kept under the same conditions. The influence of the solution was more marked than in the previous cases, development was slower, and a much larger proportion died. The period of rest was nearly three hours (2 hrs. 50 mins.) and the eggs did not appear to recover as fully as in Experiment 3. There was also another significant difference. These eggs were farther advanced when placed in the solution, and yet their subsequent development was slower than that of the 16 cell eggs.

Although both were subjected to the solution at the same time, the 16 cell eggs reached gastrulation considerably in advance of the 64 cell ones.

Here again individual peculiarities may partially explain this difference in rapidity of development, but it does not seem probable that this alone could occasion so great a discrepancy. None of these embryos could be reared to the formation of the external gills although every effort was made to secure that result. They died off very rapidly during early development and none lived beyond the twelfth day.

Experiment 5. A bunch of *Rana* eggs in which the blastopore was fully developed was obtained March 25th. A portion of these were placed at once in a 0.6% salt solution. These lay dormant for nearly 10 hours without showing any signs of further development. They then advanced very slowly. Although the blastopore was fully developed and had begun to contract in size before the eggs were placed in the solution, this action ceased, and there was no further diminution for several days.

That this was not the result of a complete cessation of activity was proved by the fact that the embryos showed the usual amount of development elsewhere.

They elongated, the neural folds appeared and gradually fused, and the head was differentiated. Sections also showed that internal development was going forward slowly. The activity of the yolk cells alone seemed temporarily paralyzed. There was the same migration of material from the sides of the blastopore to the center of the dorsal lip, and the latter began to elongate and grow out into the tail. The failure of the borders of the blastopore to contract could not have been due, therefore, to any lack of activity in the

pigment cells, but must be attributed to the sluggishness of the yolk cells. This is another evidence in favor of the view that even at an advanced stage in the formation of the blastopore, the withdrawal of the yolk cells is the first requisite for the completion of that formation, and the yolk cells are themselves the active agents of their own withdrawal.

It would be suggested also that ordinarily these yolk cells contain just about enough active protoplasm scattered amongst their yolk granules to accomplish such a withdrawal. The influence of the salt solution weakens the activity of this protoplasm, and thus renders the withdrawal impossible for the time being. Subsequently this activity may recover from the influence of the solution, and increase until it is sufficient to move the yolk cells.

Such an adaptation of vital functions to altered conditions is by no means rare.

It may be said that something of the sort always occurs when the change in conditions is not sufficient to overcome the function altogether. If the change be comparatively small, as in the present instance, the organism may be able to recover completely, and resume its normal functions.

This is shown more clearly in Experiment 12. The remainder of these eggs were allowed to develop normally for four days before being placed in the solution.

In this time they had reached an advanced stage, the blastopore being closed, the body elongated, and the anterior and posterior ends well developed. The solution produced no visible external change in their further growth, but they all weakened and died within five days.

We have thus subjected *Rana* eggs in different stages of development to the influence of both salt and RINGER solutions.

We find that eggs which have already begun to segment always lie dormant for a time on being placed in the solution.

The first influence of either solution is like that of a low temperature and results in a complete checking or temporary paralysis of the vital activities. The eggs recover and go on developing after a period which varies with the amount of segmentation which they have undergone previous to being placed in the solution; the more advanced the segmentation the longer the period of rest.

Subjection to either solution at a late stage of segmentation is also more likely to prove fatal. After developing normally for a

time the organism is not as capable of with-standing adverse influences as when it is subjected to them before any development has taken place.

Experiment 6. Some *Amblystoma* eggs in the 4 cell stage were placed in the same dish with the *Rana* eggs of Experiment 3. (In RINGER solution.) This bunch was left with the jelly as it was found, and was not changed in any way.

The eggs developed very slowly for 17 days when the first traces of the external gills began to appear. They were thus delayed more than the eggs in 0.6% salt solution since the latter in the same time had produced embryos with the external gills fully formed. A few of them had a very small yolk plug still protruding, but the majority appeared perfectly normal.

We have already stated that these 4 cell *Amblystoma* eggs were put in the same dish with the 16 cell *Rana* eggs, so that the conditions of development must have been exactly the same. The results, however, were very different, for while only 16 $\frac{2}{3}$ % of the *Rana* embryos lived to the 15th day, the *Amblystomas* were all alive on the 17th day.

About one half of them were then preserved and the rest allowed to develop. As soon as the stomodeum opened in both *Ranas* and *Amblystomas* a marked change took place in their development.

Hitherto the yolk cells had furnished the nourishment necessary for the growth of the embryo, and everything had advanced steadily, though slowly. Now the point was reached, where the digestive canal begins to function and external food becomes necessary. Ordinarily at this stage the embryo finds enough to eat in the aquarium. These had to be kept in a clean dish for obvious reasons. An attempt was made to feed them, but nothing proved acceptable, and hence they soon began to die. Two of the *Amblystoma* however lived until the 24th day.

In comparing *Amblystoma* with *Rana* we must keep in mind that the latter developed faster than the former, and so could not be expected to live as long. But this does not explain the fact that all the *Amblystomas* lived until after the opening of the stomodeum while most of the *Rana* died before reaching that stage.

Experiment 7. *Amblystoma* eggs in both the 16 and the 64 cell stages were placed in RINGER solution in the same dish. These were also left in the original jelly untouched, but they developed more slowly than those of Experiment 6. Here again we have eggs

at different stages of development, and in this instance eggs of the same species, placed simultaneously in the same solution under exactly similar conditions, and yet yielding very different results. They were necessarily taken from different bunches, but in the one case (Experiment 6) we find the *Amblystomas* all alive after 17 days development, and nearly all presenting a perfectly normal appearance (fig. 8). In the other case (Experiment 7) we find a much larger percent with their yolk plugs still protruding at the formation of the external gills (fig. 7), while nearly half (45%) of them died before reaching that stage. Considerable difference could also be detected in the early development of the two bunches in the present experiment.

Experiment 8. *Amblystoma* eggs with the blastopore just developed were placed in RINGER solution March 27th. In these very large yolk plugs were left protruding, even at the end of 16 days development, at which time also nearly all (90%) of them were dead.

By comparing these eggs with those in Experiment 6 several interesting facts appear.

These eggs had developed normally until the blastopore was fully formed and its borders had begun to contract. But on being placed in RINGER solution the action, begun and carried so far forward, was not completed, and the yolk plug remained very nearly of its original size. On the contrary the 4 cell eggs, in which even segmentation was scarcely commenced, formed a blastopore at the proper time, and most of them completely closed it.

Again the two lots of eggs were placed in the solution within an hour of each other, but at the end of ten days the 4 cell eggs were as far developed as the others. At the end of 16 days they were much farther developed, notwithstanding the fact that the eggs of the present experiment had so much the start of them. The difference between the 4 cell stage and gastrulation represents about three days development, and yet this comparatively large handicap was overcome within 10 days time. Evidently in this instance the influence of the surrounding medium was greatly modified by differences in the stage of development at which the egg was subjected to its action.

Experiment 9. *Chorophilus* eggs, unsegmented, were placed in RINGER solution. These eggs did not seem to lie dormant at all, but continued developing at once. The influence of the solution upon their development, however, was very marked in other ways.

Gastrulation was much delayed and the blastopore, when formed, occupied fully one half the surface of the egg. As the embryo began to elongate this yolk mass, which was out of all proportion to the size of the embryo, was left free, and occupied the whole of the ventral surface. In many cases the embryo was simply coiled around the yolk and presented an appearance very similar to that in the eggs of bony fishes. This free yolk became loose and mealy and portions of it sloughed off from time to time.

For this reason the embryos died rapidly, and none of them reached the closure of the neural folds. For the same reason it was found absolutely impossible to preserve any of the eggs so that they could be sectioned, though many different methods were attempted. Accordingly it was determined to try these eggs in a weaker solution, with the results given in Experiment 12.

Experiment 10. *Chorophilus* eggs in the 4 cell stage were placed in the same dish with the 16 cell *Rana* eggs of Experiment 3, and the 4 cell *Amblystoma* eggs of Experiment 6. These eggs had all been taken from the same pool in close proximity to one another, and by keeping them thus in the same dish it was possible to make intelligent comparisons of the relative influence of the solution upon them. The *Amblystoma* eggs were retarded most in their development, and the *Chorophilus* eggs the least. The former remained inactive for some time after being placed in the solution while the latter seemed scarcely to stop at all. The *Rana* eggs were inactive for a time, but not as long as the *Amblystomas*.

On the other hand the ultimate effect of the solution was exactly the reverse of this. The *Amblystoma* eggs recovered their activity slowly, but seemed to recover it fully, and continued developing until they became quite normal embryos with fully developed external gills.

In strong contrast with these the *Chorophilus* eggs, which at first were scarcely influenced by the solution, in later development were so affected by it that none of them could be reared even to the closing of the neural folds.

In this particular, also, the *Rana* eggs occupied the middle ground. They were more affected than the *Amblystoma* eggs, and not as much as the *Chorophilus*.

RINGER solution, therefore, retards most those eggs whose development is least rapid, while its ultimate influence is greatest upon those eggs which develop most rapidly.

Experiment 11. Some *Chorophilus* and *Amblystoma* eggs, each in the 64-cell stage, were placed together in a 0.6% salt solution on March 28th. Again the *Amblystoma* eggs remained dormant for some time (in this case 5 hours) while those of *Chorophilus* continued developing with scarcely a break, but very soon a marked difference between the two species became apparent.

Both kinds of eggs were at the same stage when placed in the solution, and according to the normal rate already given the *Chorophilus* eggs should have developed much more rapidly than those of *Amblystoma*. Such was not the case, however; they kept along very evenly for a day, and then the *Amblystoma* eggs gained slowly on the others and eventually reached gastrulation nearly 24 hours ahead of them.

The *Chorophilus* eggs which should have gastrulated within 12 hours did not reach that period until the 5th day, while the *Amblystoma* eggs that should have formed the blastopore on the second or third day were only delayed till the fourth day.

Moreover the *Chorophilus* eggs were very much shrunk and contorted, especially around the head and anterior end, this portion of the body being covered with ridges and small papillae.

The yolk plugs were very large and showed the same pigmentation as has already been noticed in the case of *Amblystoma* and *Rana*, though not quite so clearly.

These *Chorophilus* eggs lived for 15 days and in that time had not completed their gastrulation. The *Amblystoma* eggs on the contrary, developed with some loss up to the formation of the external gills when the few that were left were preserved.

In this experiment, therefore, the effect of the same solution under the same conditions was very different in the two kinds of eggs, and was the same as that obtained in the previous experiment.

Experiment 12. In connection with the fact that it was found so difficult to develop the *Chorophilus* eggs in any of the solutions beyond the gastrula period, the following experiment is of special significance.

It was suggested by the results obtained by DAVENPORT and NEAL in the 'Acclimatization of organisms to poisonous chemical substances' (9).

Some unsegmented eggs of *Amblystoma*, *Rana* and *Chorophilus* were placed in a 0.05% salt solution on March 29th.

They were allowed to remain in this very weak solution for 24 hours. At which time the solution was poured off and replaced by one of double the strength (0.1%). Subsequently every 24 hours the strength of the solution was increased 0.1% until it reached 1%. All the eggs developed normally without any indication of the free yolk plug. Some of the *Chorophilus* eggs hatched out in four days, when the solution had a strength of 0.3%. They lived until the reserve food material of the yolk was used up, when they all died, having refused any other food. The last one died on the 10th day when the solution had a strength of 0.9%.

The *Rana* eggs hatched in 7 days (0.6% sol.) and some of them lived for 6 days afterward, when the few that remained were preserved for examination.

The *Amblystoma* eggs did not hatch until the 12th day, and then lived 4 or 5 days longer in a 1% solution.

We thus have embryos living and swimming about freely in a solution of sufficient strength to kill them if they had been placed in it immediately.

We know from our own experiments that the influence of the salt solution is negatively, rather than positively injurious i. e. it does not directly injure the protoplasm but simply hinders or prevents it from performing its normal function. This preventive influence has more effect upon the protoplasm than upon the nucleus and when it becomes sufficiently strong to overcome the functional activity of the latter the organism dies.

The present experiment teaches that the ability of both nucleus and protoplasm to withstand this influence in any particular case is capable of education and can be increased by being gradually exercised. This development can be carried so far as to enable the organism to easily overcome influences that would otherwise quickly prove fatal. There seems to be differences between the three species in their capacity for such development. In ordinary life many adverse influences, such as stagnation of the water or the presence of any salt or mineral in solution, come on gradually, and this capacity on the part of the embryo for increasing its ability to withstand such influences must prove of great service, and often times prevent a fatal issue.

In reviewing the teaching of these experiments the first general fact which they indicate is that the extraordinary delicacy with which the frog's eggs respond to slight variations in the surrounding

medium (HERTWIG) is closely connected with rapidity of development.

We can easily see that this must be so, for the rapidity varies with the relative amount of active protoplasm which the egg contains. Any given influence, therefore, will produce very different results according as it is exerted upon eggs having a large quantity of such protoplasm, or upon those possessing only a meagre amount.

A second fact is one already stated by HERTWIG. The lowering of the energy in the different parts of the egg is not equal but regulates itself according to the proportion in which the active protoplasm substance and the more passive nourishment material are contained in the egg cavity. This fact appears in every experiment with the three species now being considered as plainly as with the two species of *Rana* upon which HERTWIG experimented.

A third fact follows in logical sequence i. e. the effect produced by the surrounding medium does not depend upon the absolute amount of active protoplasm which the egg contains, nor upon the relative amount compared with its size, but upon the relative amount contained in the animal half compared with the vegetative half. The large *Amblystoma* eggs contain relatively a smaller amount of this active substance than the small *Chorophilus* eggs. Consequently their ordinary development is much slower, and they are retarded more by the restraining influence of the same medium. But there is less difference between their animal and vegetative cells in the amount of active protoplasm which each contains than is found in the more rapidly developing *Chorophilus* eggs. In consequence of this, the influence of the solution is more nearly equal upon the two kinds of cells. The both lie dormant for a time, and although the animal cells recover first they do not develop rapidly enough to prevent the vegetative cells from recovering in their turn and following them at a comparative rate approximately normal.

On the contrary, in the eggs of *Chorophilus* there is a great difference in the amount of active protoplasm contained in the animal and the vegetative cells. Consequently when brought under the influence of a restraining medium there is an increased difference in the effects produced upon the two kinds of cells. The animal cells have so much activity that they seem scarcely restrained at all, but continue to develop at nearly the normal rate. But the vegetative cells, possessing only a little active protoplasm are restrained so much that they can scarcely continue at all, or may

even be compelled to lie dormant for a while. In this way differences are produced which do not exist in normal development. These differences increase rapidly, and in a short time become so great as to result in the death of the embryo.

The *Amblystoma* egg, therefore, possesses a bulwark of safety in the more even distribution of its protoplasm, and is able thereby to overcome influences which result disastrously to its more rapidly growing relative. But at the same time the sluggish development, which is the result of this more even distribution, increases the period of exposure to danger, and a great many *Amblystoma* eggs usually die in the jelly.

Just subsequent to the experiments here given a dozen bunches of *Amblystoma* eggs were found in a boggy field at the edge of the woods. The water was nowhere more than 6 or 8 inches deep, and was so thoroughly impregnated with iron as to tinge the soil and herbage a deep rust color.

It did not seem as if any eggs could develop in such a medium, but subsequent examination proved that they actually did. Some of the bunches were taken to the laboratory and produced perfectly healthy embryos. A visit was made to the bog at about the right time and the eggs were found hatching, apparently with no more than the ordinary loss. No doubt they produced an average number of adults provided the water did not dry up prematurely. This furnishes a good example of the protection afforded against influences which must arise quite frequently in natural development.

Again we are able to infer that the amphibian embryo can accommodate itself to adverse circumstances at the very beginning of its development more readily than it can readjust its vital powers after a sudden change during later growth. The older it gets, and the farther it is developed normally the less becomes its ability to change into something abnormal.

This truth has been recognized for a long time as applying to the adult life of an animal, and it seems to be even more applicable to embryonic stages of development. According to the experiments here recorded, eggs at stages as near together as the unsegmented and the 64-cell stage show a difference in their ability to overcome the influence of the solutions. This becomes very marked in comparing eggs subjected to the solutions at the beginning and at the close of segmentation. We have here, perhaps, a stronger evidence than that given by HERTWIG, of the great delicacy with which

the amphibian embryo responds to variations in the surrounding medium.

These experiments also bear significant testimony in another direction. The early differentiation of cells as to function, and their consequent interdependence has been admirably worked out by eminent investigators in the recent morphological examination of different embryos (37 and 48), but it scarcely admits of physiological proof under normal conditions.

Under these abnormal conditions, however, a comparison of experiments indicates quite clearly that in the unsegmented egg there is very little differentiation. If there be any at all it is a very plastic one, and accommodates itself easily to changed conditions. But as soon as segmentation begins differentiation commences also, and the egg acquires thereby definite regional distinctions.

These increase with advancing development and at the 64-cell stage they become sufficient to hinder the egg perceptibly in accommodating itself to a new environment.

In the blastula stage they furnish a serious obstacle to any such accommodation, and by the time the blastopore is fully formed they have become so well established that they cannot be altered, and consequently the organism must die under the influence of any serious change in its environment.

HERTWIG has clearly shown that the cell material which is used in these embryos for the origin and development of the dorsal organs and the tail is differentiated in a very different manner from that which occurs in normal development.

The same truth has been shown in the present experiments when discussing the fate of the blastopore. It is this readjustment of differentiation which proves so difficult for the embryo, since material which has been gradually separated for a particular purpose, or at least for the accomplishment of that purpose in a particular way, must be used for a different purpose or for its accomplishment in an entirely different way. This subject of differentiation during development, and of the potency of the early blastomeres, has been eminently worked out by WILSON (49) and MORGAN (38) in very recent publications. They both frankly state that at present we do not know how such differentiation is brought about. MORGAN thinks there are sufficient reasons to conclude that the power of differentiation lies within the egg itself, and does not depend directly on external stimuli (38, pag. 134).

The present experiments would seem to strengthen this conclusion, and to show, in addition, that the power may be strong enough to overcome considerable adverse external influence. In spite of the restraining influence of the salt solution the differentiating power asserted itself and ultimately produced normal embryos, when the eggs were subjected to the solution before they had begun to segment.

Of course the more rapid the development the sooner will the differentiation be accomplished, and we may reasonably infer the more rigid will it be. Such eggs, therefore, as those of *Chorophilus* could not accommodate themselves as readily to a changed environment as those of *Amblystoma* in which the differentiation takes place more slowly, and thereby allows time for readjustment.

Westfield, Mass. U. S. A.

Zusammenfassung.

Diese Experimente ergaben, in Hinsicht auf die drei erwähnten Amphibien-species, die folgenden Thatsachen:

1) Sowohl einfache Salzlösung wie gemischte Salzlösung (RINGER-Lösung, s. pag. 627, Anm.) üben, je nach ihrer Koncentration, einen hemmenden Einfluss auf die Entwicklung aus. In einer 1%igen Salzlösung wird diese Einwirkung stark genug, um die Entwicklung völlig zu verhindern.

2) Entsprechend den Unterschieden der Aktivität der Dotterzellen und der pigmentirten Zellen (Bildungszellen) werden erstere stärker gehemmt als letztere. In Folge dessen ist alle Entwicklung, die irgendwie von den Dotterzellen abhängt, abnorm verzögert. In dieser Weise können Differenzen hervorgebracht werden, welche genügen, um Absterben hervorzurufen.

3) Aus demselben Grunde werden auch verschiedene Theile einer jeden Zelle verschieden betroffen. In Folge dessen sind die karyokinetischen Figuren nicht alterirt und daher gut zu sehen.

4) Je schneller eine Species sich entwickelt, desto geringer ist der unmittelbare Effekt des hemmenden Einflusses auf entsprechenden Stadien;

5) desto schlimmer ist aber der Endeffekt.

6) In Eiern derselben Species auf verschiedenen Stadien der Entwicklung ist die Wirkung der Lösung um so größer, je vorgeschrittener die Entwicklung ist.

7) Die Fähigkeit von Amphibieneiern, derartigen Einwirkungen zu widerstehen, kann durch Gewöhnung bis zu einem Grade gesteigert werden, dass das Ei in einer Umgebung zu leben vermag, in welcher es sonst augenblicklich zu Grunde ginge.

8) In beiderlei genannten Lösungen wird Pigment *in situ* in den Dotterzellen entwickelt, bis die Oberfläche des Dotterpompfes fast ebenso dunkel erscheint als das Ektoderm.

9) Bei *Amblystoma* bildet sich ein temporärer Anus am vorderen Ende des Blastoporus. Der Neuroporus nimmt eine Zeit lang an dieser Öffnung Theil. Mit fortschreitender Entwicklung durchwandert der Anus successive den ganzen anteroposterioren Durchmesser des Blastoporus, und der dauernde Anus des erwachsenen Thieres bildet sich am hinteren Ende des Blastoporus.

10) Auf der Rückenfläche der *Amblystomal*arve erscheinen an der Verschlussstelle der Neuralfalten Cilien, und breiten sich allmählich auf dem ganzen Ektoderm aus. Der stärkste Strom, den diese Cilien erzeugen, geht über die Stelle der späteren Kiemen.

11) Diese Cilien veranlassen (wie bekannt) eine rotirende Bewegung der Larve innerhalb der Eihüllen. Unter Bedingungen, welche diese Bewegung verhindern, starb die Larve.

Diese thatsächlichen Ergebnisse erlauben die folgenden allgemeinen Schlüsse:

1) Es besteht ein inniger Zusammenhang irgend welcher Art zwischen Pigmentbildung und physiologischer Aktivität. In beiden Lösungen wurde Pigment in der unmittelbaren Nähe von denjenigen Zellen oder Zelltheilen gebildet, welche physiologisch sehr thätig waren.

2) Die Entfernung der Dotterzellen ist ein primäres Erfordernis für den Verschluss des Blastoporus. Dieselbe erfolgt durch die funktionelle Thätigkeit der Dotterzellen selbst; wird sie irgendwie verhindert, so bleibt der Blastoporus offen.

3) Die Präcision, mit welcher Amphibieneier auf geringe Veränderungen des umgebenden Mediums reagiren, hängt eng zusammen mit der Entwicklungsgeschwindigkeit. Je größer diese ist, desto feiner ist die Reaktionsfähigkeit.

4) Die Wirkung von Salzlösungen hängt weder von dem absoluten Betrag an aktivem Protoplasma ab, welchen das Ei enthält, noch von dem relativen Betrag in Hinsicht auf die Größe des Eies. Eher hängt sie ab von der relativen Menge, die in den animalen Zellen im Vergleich mit den vegetativen enthalten ist, d. h. von der Relation zwischen aktivem Protoplasma und passivem Nährmaterial in den einzelnen Zellen.

5) Eine gleichmäßige Vertheilung aktiven Protoplasmas hat eine träge Entwicklung zur Folge und verlängert so die Zeit der Gefährdung des Eies. Dafür entschädigt dieselbe vielleicht durch den Schutz, den sie gegen schädigende Einflüsse im umgebenden Medium gewährt.

6) Die physiologischen Reaktionen dieser Amphibienembryonen gegen die Lösungen zeigen, dass eine funktionelle Zelldifferenzirung in wenig segmentirten Eiern nicht existirt, sondern eher ein Ergebnis allmählicher Entwicklung darstellt.

Literature.

1. ALCOCK, T., On the development of the common frog. *Memoirs Manchester Lit. and Philos. Soc.* Ser. 3. Vol. VIII. 1883.
2. ASSHETON, R., Ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XXXVIII. pag. 465. 1896.
3. BALFOUR, F. M., Comparison of early stages in the development of Vertebrates. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XV. pag. 207. 1875.

4. BALFOUR, F. M., A treatise on Comparative Embryology. Mem. Edit. 1885.
5. BAMBEKE, CH. VAN, Nouvelles Recherches sur l'Embryologie des Batraciens. Archiv. de Biol. I. pag. 305. 1880.
6. BAMBEKE, CH. VAN, Le Sillon Médian ou Raphé gastrulaire du Triton alpestre. Archiv. de Biol. XIII. pag. 147. 1893.
7. BROOKS, W. K., Alternation of Periods of Rest with Periods of Activity in the Segmenting Eggs of Vertebrates. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. II. pag. 117. 1881.
8. CLARKE, S. F., The Development of *Amblystoma punctatum*. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. I. pag. 105. 1880.
9. DAVENPORT and NEAL, The Acclimatization of Organisms to poisonous chemical Substances. Archiv. f. Entwicklungsmech. II. pag. 564. 1895.
10. DRIESCH, H., Entwicklungsmechanische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LV. 1893.
11. DURHAM, H. E., Note on the Presence of a Neurenteric Canal in *Rana*. Quart. Journ. Mic. Sc. XXVI. pag. 509. 1886.
12. ERLANGER, R. v., Über den Blastoporus der anuren Amphibien. Sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb. IV. pag. 239. 1889.
13. ERLANGER, R. v., Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anat. Anzeiger. VI. pag. 684. 1891.
14. EYCLESHYMER, A. C., Early Development of *Amblystoma*. Journ. Morph. X. pag. 343. 1895.
15. EYCLESHYMER, A. C., Paraphysis and Epiphysis in *Amblystoma*. Anat. Anzeiger. VII. pag. 215. 1892.
16. GAGE, S. H., Life History of the Vermillion Spotted Newt. Am. Nat. Dec. 1891. pag. 1084.
17. GATEHOUSE, J. W., Development and Life-history of the Tadpole. Journ. Mic. and Nat. Sc. I. pag. 11. 1888.
18. HALLEZ, P., Sur la Loi de l'Orientalion de l'Embryon chez les Insectes. Compt. Rend. CIII. pag. 606. 1886.
19. HERBST, C., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. Mittheil. a. d. Zoolog. Stat. zu Neapel. XI.
20. HERTWIG, OSCAR, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrb. III. pag. 32. 1877.
21. HERTWIG, OSCAR, Urmund und Spina bifida. Archiv. f. mikr. Anat. XXXIX. pag. 353. 1892.
22. HERTWIG, OSCAR, Über den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildungen des Embryo. Archiv. f. mikr. Anat. XLII. pag. 662. 1893.
23. HERTWIG, OSCAR, Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. I. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Archiv. f. Mikr. u. Entw. XLIV. pag. 285. 1895.
24. HIGGINBOTHAM, J., Influence of Physical Agents on the Development of the Triton and Frog. Phil. Trans. Royal Soc. 1850.
25. HINKLEY, MARY H., Notes on the Development of *Rana sylvatica*. Proc. Bos. Soc. Nat. Hist. 1882.
26. HOUSSAY, F., Etudes d'Embryologie sur les Vertébrés. Arch. Zool. Expér. Sér. 2. T. VIII. p. 143. 1890.

27. JOHNSON, ALICE, Fate of the Blastopore and Presence of a Primitive Streak in the Newt. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XXIV. pag. 659. 1884.
28. JOHNSON, ALICE, and SHELDON, LILLIAN, Notes on the Development of the Newt. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XXVI. pag. 573. 1886.
29. JORDAN, E. O., Habits and Development of the Newt. *Journ. Morph.* VIII. pag. 270. 1893.
30. JORDAN and EYCLESHYMER, The Cleavage of Amphibian Ova. *Journ. Morph.* IX. pag. 407. 1894.
31. KOSTANECKI, K., and SIEDLECKI, Über das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma. *Archiv f. Mikr. u. Entw.* XLVIII. pag. 181. 1896.
32. KASTCHENKO, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. *Anat. Anzeiger.* III. pag. 445. 1888.
33. LOEB, J., Investigations in physiological Morphology. III. Experiments on Cleavage. *Journ. Morph.* VII. pag. 253. 1892.
34. MARSHALL, A. M., Vertebrate Embryology. London and New York 1893.
35. MCCLURE, C. F. W., Early stages in segmentation in *Petromyzon marinus*. *Zool. Anzeiger.* XVI. pag. 367. 1893.
36. MORGAN, T. H., On the Amphibian Blastopore. *Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ.* IV. pag. 355. 1889.
37. MORGAN, T. H., Formation of the Embryo of the Frog. *Anat. Anzeiger.* IX. 1894.
38. MORGAN, T. H., The Development of the Frog's Egg. Macmillan & Co. 1897.
39. MORGAN, T. H., and TSUDA, UMÉ, The Orientation of the Frog's Egg. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XXXV. pag. 373. 1894.
40. NORMAN, W. W., Segmentation of the Nucleus without segmentation of the Protoplasm. *Archiv f. Entwicklungsmech.* III. pag. 106. 1895.
41. ORR, H., Note on the Development of Amphibians. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XXIX. pag. 295. 1888.
42. ROBINSON, A., and ASSHETON, R., The Formation and Fate of the Primitive Streak with Observations on the Archenteron and Germinal Layers of *Rana temporaria*. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XXXII. pag. 451. 1891.
43. SCHWINK, F., Über die Gastrula bei Amphibieneiern. *Biol. Centralbl.* VIII. pag. 29. 1888.
44. SCOTT, W. B., and OSBORN, H. F., On Some Points in the Early Development of the Common Newt. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XIX. pag. 449. 1879.
45. SCHANZ, Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. *Jenaische Zeitschr.* XIV. pag. 411. 1867.
46. SIDEBOTHAM, H., Note on the Fate of the Blastopore in *Rana temporaria*. *Quart. Journ. Mic. Sc.* XXIX. pag. 49. 1888.
47. WATASE, S., Studies on Cephalopods: I. Cleavage of the Ovum. *Journ. Morph.* IV. pag. 361. 1891.
48. WILSON, E. B., The Cell Lineage of Nereis. *Journ. Morph.* VI. pag. 361. 1892.
49. WILSON, E. B., The Cell in Development and Inheritance. Macmillan & Co. 1896.
50. WILSON, C. B., The Wrinkling of Frog's Eggs during Segmentation. *Am. Nat.* XXX. pag. 761. 1896.

Explanation of Plate X and XI.

All the figures were drawn with a Camera lucida.

Figs. 1 to 9 are serial surface views of *Amblystoma* eggs and embryos developed in 0.6% salt solution: the eggs being unsegmented when placed in the solution.

Fig. 1. Surface view of inferior hemisphere of a living egg showing first beginning of the blastopore invagination after being in the solution 72 hours. Magnified 36 diams.

Fig. 2. Surface view of inferior hemisphere of a living egg which had remained 47 hrs. in a 0.4% solution. Magnified 36 diams.

Fig. 3. Surface view, posterior, of living egg 103 hrs. in 0.6% salt solution. Magnified 36 diams.

Fig. 4. Surface view of living embryo (dorsal) 123 hrs. in the solution. Showing formation of the neural folds and groove. Magnified 36 diams.

Fig. 5. Surface view of freshly killed embryo just at the closing of the neural folds, 140 hrs. in the solution. Magnified 36 diams.

Fig. 6. Surface view (lateral) of freshly killed embryo 11 days in the solution. Showing posterior elongation of dorsal lip of blastopore and large free yolk plug. Magnified 36 diams.

Fig. 7. Surface view (lateral) of preserved embryo 17 days in the solution, showing external gills and balancer. The free yolk in this embryo was extraordinarily large. Magnified 24 diams.

Fig. 8. Surface view (lateral) of preserved embryo 20 days in the solution, showing closure of the blastopore, and almost entire disappearance of all traces of the free yolk plug. This embryo is essentially normal in all its external features.

Fig. 9. Surface view, enlarged, of posterior end of an embryo 103 hrs. in a 0.4% solution, showing temporary anus and comparative size of yolk and pigment cells. Magnified 52 diams.

Fig. 10. Surface view (lateral) of an embryo showing abnormal separation of the posterior portion of the dorsal organ from the yolk plug.

Figs. 11—14 are sections of the same series showing formation and gradual closure of the blastopore. All from 0.6% solution.

Fig. 11. Median section of blastula, showing segmentation cavity and the beginning of gastrulation.

Fig. 12. Median vertical section of posterior end of embryo showing pigment layer over surface of the yolk, and thickened dorsal lip of the blastopore 120 hrs. Magnified 50 diams.

Fig. 13. Similar section 40 hrs. later in development showing partial withdrawal of the yolk plug and downward growth of the dorsal lip of the blastopore.

Fig. 14. Similar section 32 hrs. later in development showing complete withdrawal of yolk plug and formation of permanent anus.

Figs. 15 and 16 are outline sketches of normal *Amblystoma* embryos, showing currents generated by the cilia. Fig. 15 just after the closing of the neural folds and Fig. 16 12 hrs. later.

Figs. 17—20 are median longitudinal sections of *Amblystoma* embryos. showing method of closure of the blastopore, and the relation between the withdrawal of the yolk plug and the shape of the archenteron.

Fig. 17. Median section of an egg developed 91 hrs. in a 0.6% salt solution. showing very large, free yolk plug and temporary anus just beneath the dorsal lip of the blastopore.

Fig. 18. Similar section of an egg developed 108 hrs. in a 0.6% salt solution. showing elongation of embryo, uniform depth of the archenteron and enlargement of dorsal lip of blastopore.

Fig. 19. Similar section after 140 hrs. development, showing change in shape of Archenteron due to partial withdrawal of yolk plug.

Fig. 20. Similar section after 6 days development in 0.5% solution, showing further change in shape of Archenteron, almost complete withdrawal of yolk plug, and formation of vertebral somites and brain.

Fig. 21. Similar section from normal embryo at about the same period in its development showing comparative shape of Archenteron.

Über die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit.

I. Theil.

Die zur Entwicklung nothwendigen anorganischen Stoffe.

Von

Curt Herbst.

Mit Tafel XII—XIV.

Eingegangen am 31. Juli 1897.

Einleitung.

1. Aufstellung des Themas.

Den Ausgangspunkt für nachfolgende Arbeit bilden meine »experimentellen Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere«¹⁾. Ich hatte es während derselben von Anfang an als eine große Lücke in unserem Wissen empfunden, dass »wir weder wissen, welche Salze für den Aufbau der Seeigellarven unbedingt nothwendig sind, noch in welchem Verhältnis dieselben vorhanden sein müssen und vorhanden sein dürfen«. Die systematische Inangriffnahme einer wenigstens theilweisen Ausfüllung dieser Lücke wurde mir aber erst durch eine Beobachtung aufgedrängt, welche ich bei meinen Versuchen über die Einwirkung einiger organischer Salze auf die Entwicklung der Seeigelleier machte. Es stellte sich nämlich dabei heraus, dass in einer Mischung von 80 Theilen 3,7% iger Natrium formicum-Lösung und 20 Theilen

¹⁾ I. Theil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. pag. 446 ff. 1892. II. Theil. Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 11. 1893. III.—VI. Theil. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 2. Heft 4. 1896.

Seewassers eine ziemlich Anzahl Eier das Blastulastadium erreichte, und dass sich sogar in einer 3,7%igen Lösung des ameisensauren Salzes einige zu furchen begannen. Wenn man die Primitivität dieser Versuche in Erwägung zieht und beachtet, dass der frühere oder spätere Tod der Versuchsobjekte eventuell nur dadurch verursacht worden ist, dass die künstliche Mischung mit dem Seewasser nicht isotonisch war oder dass andere zur Entwicklung nothwendige Salze fehlten resp. in ungenügender Menge vorhanden waren, so konnte ich mit Recht vermuthen, dass sich im Meerwasser eventuell alles Chlornatrium durch Natrium formicicum ersetzen lässt, dass also Chlor zur normalen Entwicklung der Seeigellarven nicht nothwendig ist. Die Prüfung dieser Vermuthung bildet zusammen mit dem eventuellen Nachweis von zur normalen Entwicklung thatsächlich unentbehrlichen Stoffen den ersten Theil unserer Gesamtaufgabe. Durch denselben werden wir also Aufklärung darüber erhalten, ob die zur Entwicklung der Echinidenlarven nothwendigen Materialien bereits in den Eiern zum mindesten in solchen Quantitäten vorhanden sind, dass sie bis zum Pluteusstadium reichen, von dem an eine Vermehrung der Baustoffe durch Nahrungsaufnahme möglich ist, oder ob bereits die befruchteten Eier dem Meerwasser Baustoffe zu entziehen beginnen. Von einem anderen Standpunkte aus könnte man dies auch so ausdrücken, dass wir uns durch die Lösung unserer ersten Theilaufgabe Aufklärung darüber versprechen, ob zur Entstehung normaler Echinidenlarven nur das Eine nothwendig ist, dass auf den verschiedenen Stadien der Entwicklung immer ein genau bestimmtes Verhältniss zwischen dem osmotischen Druck innerhalb und außerhalb des Larvenkörpers besteht, so dass also nur die physikalische, nicht aber die chemische Beschaffenheit des umgebenden Mediums für den normalen Ablauf der Entwicklung wesentlich wäre, oder ob — abgesehen von einer bestimmten physikalischen Beschaffenheit des Medium — eine genau fixirte chemische Zusammensetzung vor allen Dingen unentbehrlich ist.

Von nicht geringerer Bedeutung dürfte meiner Ansicht nach der zweite Theil unseres Gesamtthemas sein, welcher sich mit der Rolle befassen soll, welche die unentbehrlichen Stoffe während der Embryonalentwicklung spielen. Wir werden durch denselben erfahren, ob alle Baustoffe vom Beginn der Entwicklung an nothwendig sind, oder ob gewisse Stoffe nur für ganz bestimmte Entwicklungsprocesse erforderlich, für die anderen aber entbehrlich sind. Bei Richtigkeit der letzteren Alternative würden wir also eine gewisse Kenntnis von

den chemischen Veränderungen des Keimes erhalten, welche mit den morphologischen Hand in Hand gehen.

Und was nun schließlich die dritte Frage nach der eventuellen Vertretbarkeit der nothwendigen Salze durch andere ähnlicher Natur anbetrifft, so scheint mir die Bedeutung ihrer Beantwortung darin zu liegen, dass wir eventuell erfahren können, ob die chemischen Prozesse, welche die morphologischen Veränderungen während der Embryonalentwicklung begleiten, in unverrückbarer Weise geregelt, beschränkt sind, oder ob der sich entwickelnde Organismus die Fähigkeit besitzt, bei einer gewissen abweichenden Zusammensetzung des umgebenden Mediums doch die chemischen Umsetzungen derart zu reguliren, dass schließlich die normalen Endprodukte entstehen und die Entwicklung ungestört verläuft. Wer über das Principielle der Lebensvorgänge einigermaßen nachgedacht hat, wird die Wichtigkeit gerade dieser Fragestellung ohne Weiteres einsehen.

2. Methode.

Zur Lösung der gestellten Aufgabe war natürlich die Herstellung künstlichen Seewassers unbedingt erforderlich. Als Typus für die chemische Zusammensetzung desselben diente mir die Analyse einer Wasserprobe, welche von FORCHHAMMER zwischen Sardinien und Neapel geschöpft worden war. Nach einer Tabelle in RORR's chemischer Geologie¹⁾ enthielt dieselbe in 1000 Theilen Wasser folgende Salzmen gen:

30,292	NaCl
0,779	KCl
3,240	MgCl ₂
2,638	MgSO ₄
1,605	CaSO ₄
0,080	Kieselsäure, phosphors. Kalk und Rückstand ²⁾ , wazu CaCO ₃ und Fe ₂ O ₃ gehört.

Diese Salzmen gen wurden von mir auf folgende Werthe abgekürzt: Von NaCl nahm ich stets 3 g auf 100 Theile Aqua dest.; von KCl 0,07; von MgSO₄ 0,26; von MgCl₂, da das Salz sehr nass war, an Stelle von 0,32 g 0,5; von CaSO₄ 0,1 g, was ungefähr die

¹⁾ Bd. I. pag. 524. Nr. 6 der Tabelle.

²⁾ Als »Rückstand« bezeichnet FORCHHAMMER jenen Theil der Salze, welcher ungelöst zurückbleibt, wenn man die durch Abdampfen gewonnene Salzmenge wieder in Wasser löst.

Grenze der Löslichkeit dieses Salzes bei Zimmertemperatur von ca. 15°C . angiebt. Bei der Herstellung der künstlichen Seewassermischungen verfuhr ich so, dass ich zunächst eine Lösung von NaCl , KCl , MgCl_2 , MgSO_4 und CaSO_4 präparierte. Hierzu wurde sodann eine Messerspitze voll phosphorsauren Kalkes gefügt und das Gemisch öfter tüchtig geschüttelt. Den ungelöst gebliebenen Rest — es löst sich bekanntlich nur sehr wenig — filtrirte ich gewöhnlich erst nach ca. 15 Stunden ab; ich fügte nämlich das Phosphat in der Regel gegen Abend hinzu und filtrirte den Rückstand am anderen Morgen ab. Es sei jedoch bemerkt, dass eine so lange Zeit zur Lösung der Phosphatmenge, welche sich in dem Salzgemisch überhaupt lösen kann, nicht nothwendig ist.

Nach Abfiltrirung des Rückstandes von $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ resp. CaHPO_4 schritt ich zur Lösung des Calciumcarbonates. Ich verfuhr dabei auf folgende Weise: In die Lösung der übrigen Salze, welche zu dem jeweiligen Versuche gerade nothwendig waren, wurde eine Messerspitze gefälltes Calciumcarbonat geschüttet. Je nach der Menge der präparirten Versuchsflüssigkeit (einige Hundert ccm — $1\frac{1}{2}$ l wurde sodann Kohlensäure in langsamem Strome $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ Stunde hindurchgeleitet und durch Umrühren mittels eines Glasstabes von Zeit zu Zeit dafür gesorgt, dass das Calciumcarbonat sich nicht zu Boden setzte, sondern im Wasser suspendirt blieb. Nach der Durchleitung der Kohlensäure ließ ich das Gefäß mit Kohlensäure über der Flüssigkeit ca. 12 Stunden verschlossen stehen. Der ungelöst gebliebene Rest des Kalkpulvers wurde sodann abfiltrirt, die Flüssigkeit gehörig mit Luft geschüttelt und darauf in flache Glasschalen vertheilt. In denselben blieb sie dann, durch nasses Filtrirpapier vor Verdunstung geschützt, 24—48 Stunden stehen. Ich that dies einmal desshalb, um die Mischung von der überschüssigen freien Kohlensäure zu befreien, und sodann, um in die Mischung die nothwendige Menge Sauerstoff zu bringen. Durch das Stehenbleiben in den flachen Glasschalen wurde zugleich das Ausfallen von überschüssigem kohlensaurem Kalk bewirkt, der durch mehrmaliges Filtriren aus der Mischung entfernt wurde. Fiel aus der letzteren auch nach mehrtägigem Stehen kein Kalk mehr aus und besaß sie die übrigen Salze in denselben Mengenverhältnissen wie das Meerwasser, so konnte man sicher sein, eine Mischung von ungefähr demselben Gehalt an kohlensaurem Kalk wie das letztere zu haben. Bisweilen geschah es, dass noch nachträglich etwas Kalk in den Versuchskulturen selbst ausfiel, was jedoch von wenig Bedeutung

war, da die Eier der Seeigel hierdurch in nicht nennenswerther Weise geschädigt wurden. Viele entwickelten sich auch in solchem durch ausgefallenen Kalk etwas getrübttem Wasser in ganz normaler Weise. Die Eier der Seesterne erwiesen sich gegen derartigen nachträglichen Kalkausfall bedeutend empfindlicher als die der Echiniden.

Sehr häufig habe ich auch zur Versorgung der künstlichen Seewassergemische mit Sauerstoff dieselben nach Abfiltrirung des ungelöst gebliebenen kohlensauren Kalkes nachträglich mittels eines Durchlüftungsapparates 12—24 Stunden durchlüftet. Auch diese Methode erwies sich als brauchbar, zumal da die Versuchsmischungen so rascher gebrauchsfähig wurden als bei dem Stehenlassen in flachen Glasschalen.

Das Durchleiten von Kohlensäure, das nachträgliche Durchlüften und das häufige Filtriren machen die Herstellung der künstlichen Seewassermischungen sehr langwierig. Man könnte in Folge dessen viel Zeit ersparen, wenn man sich die Durchleitung des Kohlensäuregases schenken könnte. Die Untersuchungen von W. S. ANDERSON¹⁾ über die Löslichkeit des kohlensauren Kalkes in Süß- und Meerwasser schienen nun in der That ein rascheres Herstellungsverfahren von künstlichem, CaCO_3 -haltigem Seewasser möglich zu machen. Nach denselben soll nämlich ein künstliches Seewassergemisch, das frei von Kohlensäure und Carbonaten irgend welcher Art ist, ebenso viel kohlensauren Kalk lösen, wie normales Seewasser von sonst gleicher Zusammensetzung enthält. »This soluble action of sea water on amorphous carbonate of lime — so heißt es l. c. pag. 322 — has nothing to do with carbonic acid. An artificial sea water, free from carbonic acid and carbonates of any kind, will dissolve up quite as much. It is distinctly confined to the soluble action of the salts present.«

ANDERSON verfuhr bei seinen Untersuchungen so, dass er künstliches, CaCO_3 -freies Seewasser verschieden lange Zeit bis zu 96 Stunden über amorphem Calciumcarbonat stehen ließ und in gewissen Zeitabständen den Procentgehalt an gelöstem Carbonat feststellte. Die Zahlen, welche er anführt, scheinen in der That seine Behauptung zu rechtfertigen, doch hat er nicht angegeben, auf welche Weise die Absorption von Kohlensäuregas aus der Luft verhindert worden ist.

¹⁾ The solubility of carbonate of lime in fresh and sea water. Proc. of the Royal Soc. Edinburgh. Bd. 16. 1889. pag. 319.

Die große Hoffnung auf ein abgekürztes Herstellungsverfahren künstlichen, CaCO_3 -haltigen Seewassers, welche ich nach Kenntnissnahme der ANDERSON'schen Arbeit bekommen hatte, wurde aber leider nach Anstellung eigener Versuche zu nichts. Ich stellte eine Seewassermischung her, welche 3% NaCl , 0,07% KCl , 0,5% MgSO_4 (wasserfrei), 0,1% CaSO_4 (präcipit.) und etwas CaHPO_4 und Fe enthielt. Dieselbe blieb in einem mit einem Glasstöpsel verschlossenen Gefäß über amorphem, chemisch-reinem CaCO_3 stehen und wurde öfters tüchtig geschüttelt. Nach 17 $\frac{1}{2}$, 41, 65, 99 und 123 Stunden wurden Theile davon abfiltrirt und zu *Echinus*-Zuchten benutzt. Das Schicksal der Eier war in den fünf Kulturen kaum verschieden. In allen entwickelten sich Larven von typischer innerer Pluteusorganisation, aber überall blieb das Kalkgerüst rudimentär, so dass es selbst in der Mischung, welche 123 Stunden über dem kohlen-sauren Kalke stehen geblieben war, nicht zur Bildung vollständig normaler Plutei mit Fortsätzen und spitzem Scheiteltheil kam. Im Vergleich zu Kulturen mit CaCO_3 -freier, aber CaSO_4 -haltiger Mischung, welche nicht über Calciumcarbonat gestanden hatte, war das Skelett zwar bedeutend mehr entwickelt, ein Beweis, dass in der That etwas Carbonat — vielleicht mit Hilfe absorbirter Kohlensäure? — gelöst worden war; zur Herstellung eines vollständigen Skelettes reichte diese Menge aber nicht aus. Hiermit war also der Beweis geliefert, dass man das Herstellungsverfahren der Seewassermischungen von der obigen Zusammensetzung nicht abkürzen kann, indem man das Durchleiten von Kohlensäure fortlässt. Ob schließlich bei noch längerem Stehen doch schließlich noch eine zur Skelettbildung vollkommen genügende Menge Carbonat gelöst worden wäre, mag dahingestellt bleiben; meinen Zweifel daran kann ich jedoch nicht verbergen, da ein Unterschied im Ausbildungsgrad des Skelettes in den Mischungen, welche 17 $\frac{1}{2}$, 41 oder 65 Stunden über dem kohlen-sauren Kalke gestanden hatten, nicht zu konstatiren war, und sich auch in den beiden letzten Zuchten höchstens eine ganz geringfügige weitere Ausbildung als in den ersten wahrnehmen ließ. Ebenso mag dahingestellt bleiben, ob sich etwa mehr Carbonat gelöst haben würde, wenn an Stelle von 0,5% MgSO_4 mehr Magnesium zur Herstellung der Mischung verwendet worden wäre.

Von großer Wichtigkeit bei Versuchen über die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit eines Stoffes ist natürlich die Beschaffenheit der verwendeten Salze. Mir standen zu meinen Experimenten zwei verschiedene Serien zur Verfügung. Die erste davon bestand aus

Chlornatrium, Chlorkalium, Chlormagnesium, Magnesiumsulfat, Calciumsulfat, Calciumcarbonat, Calciumphosphat (CaHPO_4) und FeCO_3 ; und zwar wären die vier ersten dieser Salze als »rein« von MERCK in Darmstadt bezogen worden, während die Kalksalze und das Eisencarbonat aus Neapel stammten.

Diese erste Serie von Salzen erwies sich zum Nachweis der Nothwendigkeit des Phosphors, Schwefels, Natriums, Kaliums, Magnesiums und Calciums als genügend rein und kam desshalb bei der ersten Reihe von Versuchen im Winter und Frühjahr 1895/96 ausschließlich zur Verwendung. Außerdem wurden aber sämtliche Versuche im Winter und Frühjahr 1896/97 mit einer zweiten Serie von Salzen wiederholt, die ausschließlich aus »garantirt reinen« Salzen von E. MERCK bestand. Im Katalog der Firma werden dieselben mit dem Zusatz pro analysi angeführt. Der schwefelsaure Kalk kam bei dieser zweiten Serie wie früher als Calcium sulfuricum praecipitatum und der phosphorsaure meist als Calcium phosphoricum tribasicum ($\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$), bisweilen aber auch als C. ph. bibasicum (CaHPO_4) zur Verwendung. Die Nothwendigkeit von Schwefel, Kalium und Magnesium ließ sich mit diesen »chemisch-reinen« Salzen, was Ausbildung des Darmes anbetrifft, kaum deutlicher als mit den gewöhnlichen Salzen der ersten Serie demonstrieren, ein Beweis, dass auch die letzteren für diese Zwecke genügend rein waren. Die Unentbehrlichkeit des Eisens konnte ich dagegen nur mit den garantirt reinen Salzen nachweisen, während bei Verwendung der gewöhnlichen Salze ein Eisenzusatz unnöthig war.

Zur Lösung der Salze verwendete ich Wasser, welches in einem kupfernen Apparat destillirt worden war. Eine Giftwirkung von Kupferspuren, welche vom Wasser während der Destillation vielleicht aufgenommen sein könnten und welche nach Löw¹⁾ einen schädigenden Einfluss auf die Wasserkulturen von Pflanzen ausüben können, habe ich bei meinen Versuchen mit Seeigeleiern nicht wahrgenommen, womit natürlich nicht gesagt ist, dass man in anderen Fällen auf diese mögliche Schädigung nicht zu achten braucht.

Zur Herstellung der künstlichen Seewassergemische wie zu den Versuchskulturen selbst benutzte ich gewöhnliche weiße Glasflaschen und Glasschalen, wie sie im Laboratorium der zoologischen Station zur Verwendung kommen. Die Spuren von Alkalien und Erdalkalien,

¹⁾ Bemerkungen über die Giftwirkung des destillirten Wassers. Landwirthschaftl. Jahrb. Bd. 20. 1891.

welche aus den Gefäßwänden eventuell in Lösung kamen, waren nicht im Stande die Nothwendigkeit eines Stoffes zu verschleiern. Ich erhielt in allen Fällen in die Augen fallende positive Resultate. Nur bei den Versuchen, welche zum Zwecke des Nachweises der Unentbehrlichkeit des Eisens angestellt wurden, schien es mir, als ob in einzelnen Fällen der Eisengehalt der benutzten Glasgefäße für das Endresultat verantwortlich gemacht werden könne, doch habe ich auch in anderen die Unentbehrlichkeit des Eisens mit Mischungen auf das frappanteste nachweisen können, welche ca. 10 Wochen in Glasgefäßen aufbewahrt worden waren. Ich gebe gern zu, dass vielleicht in einigen Fällen der Unterschied zwischen der Kultur mit einem unentbehrlichen Salz und zwischen der ohne dasselbe (z. B. bei den Magnesiumversuchen) noch bedeutender geworden wäre, wenn die Lösung von Substanzen der Glaswand ausgeschlossen gewesen wäre, die Differenzen waren aber auch so derartig groß, dass man in keinem einzigen Falle auch nur im geringsten über die Nothwendigkeit eines Salzes im Zweifel sein konnte. Übrigens sei noch ganz besonders betont, dass die Versuchs- wie die Kontrollkultur stets mit ganz derselben Mischung angestellt wurden, so dass also die Lösung beider stets die gleiche Zeitdauer mit der Gefäßwand in Berührung geblieben war.

Bei den marinen Organismen, welche an das Leben in Lösungen von verhältnismäßig hohem Salzgehalt angepasst sind, liegen Minimum, Optimum und Maximum höchstwahrscheinlich, die beiden letzteren sogar mit Sicherheit höher als bei den Organismen des süßen Wassers. Desshalb können gelöste Spuren der Gefäßwand bei den letzteren weit eher zu Versuchsfehlern führen als bei den ersteren¹⁾!

Zur Reinigung der Gefäße verwendete ich gewöhnlich 10%ige Salzsäure. Die Wände wurden tüchtig mit einer Bürste gereinigt und die Ecken mit Fließpapier ausgewischt. Nach der Behandlung mit Salzsäure wurden die Gefäße zunächst mit Süßwasser und dann mit destillirtem ausgespült. Bei den Versuchen, die zum Zwecke des Nachweises der Unentbehrlichkeit des Eisens angestellt wurden, verwendete ich zum Reinigen der Gläser noch Salpeter- und rauchende Schwefelsäure, um eventuell vorhandene organische

¹⁾ Für die Botaniker, welche sich mit der Ernährung von Algen beschäftigen, wäre es in Folge dessen vielleicht zweckmäßiger, marine Vertreter der Gruppe zu ihren Versuchen zu benutzen.

Spuren zu zerstören; außerdem wurden die Gefäße nachträglich noch mit destillirtem Wasser ausgekocht. Trichter und Pipetten wurden in derselben Weise behandelt.

Da mir in dieser Arbeit nur daran lag, festzustellen, welche Salze zur Entwicklung der Echinidenlarven nothwendig sind, nicht aber, in welchen Quantitäten dieselben vorhanden sein müssen, und es sich herausstellte, dass diese letzteren innerhalb solcher Grenzen schwanken können, dass es gleichgültig ist, ob man die Salze, z. B. 0,07 g KCl, mit oder ohne Krystallwasser zusetzt, so habe ich nur selten die Salze durch Glühen ihres gesammten Krystallwassers beraubt, sondern sie für gewöhnlich der Bequemlichkeit halber einfach nur so lange geglüht, bis sie vollständig trocken geworden waren, d. h. das eventuell vorhandene hygroskopische Wasser verloren hatten. Magnesiumchlorid, das bekanntlich sehr hygroskopisch ist und sich sehr leicht zersetzt, kann durch Erhitzen nicht getrocknet werden. Ich verfuhr mit diesem Salze folgendermaßen. Es wurde von dem nassen Salze eine bestimmte Menge z. B. 3 g abgewogen und zu 100 ccm Wasser gesetzt. Mittels Titration wurde sodann der wahre Procentgehalt dieser Mischung an $MgCl_2$ festgestellt, aus dem sich dann berechnen ließ, wie viel ich von dem nassen Salz an Stelle von 0,32 g zur Herstellung des künstlichen Seewassers nehmen musste. Stellte es sich z. B. heraus, dass die Lösung, welche annähernd 3% $MgCl_2$ enthalten sollte, nur ungefähr die Hälfte enthielt, so hätte ich von diesem Salze an Stelle von 0,32 g das doppelte Quantum nehmen müssen. Für gewöhnlich verwandte ich zu meinen künstlichen Seewassermischungen 0,5 g feuchtes Magnesiumchlorid. Die Kalkverbindungen kamen stets als wasserfreie amorphe Salze zur Verwendung, und auch das schwefelsaure Magnesium wurde bei den Versuchen im Winter und Frühjahr 1896/97 stets seines gesammten Krystallwassers beraubt.

Nach dieser Schilderung der Herstellung des künstlichen Seewassers wollen wir nunmehr zur Beschreibung der Methoden der Versuche selbst übergehen.

Handelt es sich darum, festzustellen, welche Salze zur Entwicklung der Seeigellarven unumgänglich nothwendig sind, so kann man hierbei auf zweierlei verschiedene Art und Weise vorgehen. Einmal nämlich kann man so verfahren, dass man zunächst nur eine Mischung von Chlornatrium allein nimmt und dass man parallel damit andere Kulturen ansetzt, welche neben NaCl noch ein oder auch mehrere der im Meerwasser vorhandenen Salze enthalten, und dass

man mit dieser Kombination so lange fortführt bis man eine Mischung gefunden hat, in der die Larven vollkommen normal werden. Diese Methode gestattet auch dann schon Schlüsse auf die Unentbehrlichkeit eines Salzes, wenn von zwei Kulturen, von denen die eine einen bestimmten Stoff enthält, welcher der anderen fehlt, diejenige mit dem Stoff sich — wenn auch nicht vollkommen normal —, so doch besser oder weiter entwickelt als die andere ohne das betreffende Salz.

Auf andere Weise kann man sodann die Unentbehrlichkeit eines Stoffes derart prüfen, dass man sich eine Mischung herstellt, welche alle im Meerwasser vorhandenen Stoffe bis auf jenen enthält, den man auf seine Nothwendigkeit hin prüfen will. Zu einem Theile dieser Mischung setzt man dann das betreffende Salz zu, während der andere ohne diesen Zusatz zur Verwendung kommt. Entwickeln sich nun die Eier unter sonst gleichen Bedingungen in der ersteren Kultur normal bis zum Pluteus, in der zweiten aber nicht, so ist die Unentbehrlichkeit des fehlenden Stoffes auf das schlagendste dargethan. Ich habe mich bei meinen zahlreichen Versuchen, die nach Hunderten zählen, zum allergrößten Theil dieser Methode bedient, doch auch bisweilen die erstere nicht verschmäht, weil sie die einfachere ist. Da es nämlich nicht unbedingt nothwendig ist, dass sich die eine Kultur mit dem Stoff vollkommen normal, sondern nur dass sie sich besser oder weiter als die andere entwickelt, so ist es nicht nöthig, Mischungen mit allen Salzen, sondern nur mit einem Theil derselben herzustellen; man kann sich also z. B. die etwas zeitraubende Darstellung der Calciumcarbonatlösung ersparen.

Auf den einzigen Einwand, den man sowohl gegen die erste wie gegen die zweite Methode erheben könnte, wird der Leser wohl bereits gekommen sein. Es liegt nämlich die Möglichkeit auf der Hand, dass bei beiden Methoden das Absterben oder die krüppeligere Entwicklung der Kultur ohne den zu prüfenden Stoff gar nicht davon abhängt, dass der bestimmte Stoff fehlt, sondern dass überhaupt Stoff fehlt, kurz dass der Salzgehalt im umgebenden Medium zu gering ist. Dem gegenüber ist aber zu bemerken, dass man das Seewasser mit 20 ja 25% Süßwasser verdünnen kann, ohne die Entwicklung ernstlich zu alteriren. Hinge also der normale Verlauf der letzteren einzig und allein von einem bestimmten Salzgehalt, nicht aber von specifischen Salzen ab, so dürfte man sogar eine normale Entwicklung erwarten, wenn in der Mischung weiter keine anderen Salze als 3% Chlornatrium vorhanden wären. Alle unsere

Versuchsmischungen besitzen nun aber keinen geringeren, sondern einen höheren Salzgehalt als 3‰; demnach kann das Absterben oder die krüppelige Entwicklung der Versuchskulturen beim Fehlen eines oder gar mehrerer von jenen Salzen, welche wie KCl , MgCl_2 , MgSO_4 , CaSO_4 , CaCO_3 und $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ nicht die Hauptmasse des ganzen Salzgehaltes ausmachen, nicht an einer allzugroßen Reduktion des letzteren liegen, sondern muss darauf zurückgeführt werden, dass in den betreffenden Kulturen ein oder auch mehrere, zur Entwicklung unbedingt nothwendige, spezifische Stoffe fehlen. Mit diesen Auseinandersetzungen hätte ich mich begnügen können. Um aber ganz sicher zu sein, habe ich in jedem einzelnen Falle den möglichen Einwand ins Auge gefasst und ihn durch eine eindeutige Versuchsanordnung stricke zu widerlegen versucht.

Ganz anders liegen nun aber die Verhältnisse, wenn es sich darum handelt, die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit von Natriumchlorid nachzuweisen, welches in der Analyse, die wir der Herstellung unserer künstlichen Seewassermischungen zu Grunde gelegt haben, den bei Weitem größten Theil des gesammten Salzgehaltes ausmacht. Hier können wir selbstverständlicher Weise das Salz nicht einfach fortlassen, sondern müssen es durch ein anderes zu ersetzen suchen. In den Abschnitten, welche über den Nachweis der Unentbehrlichkeit des Natriums und des Chlors handeln, werden wir Näheres über diese specielle methodologische Frage erfahren.

Zur Lösung der zweiten Theilfrage unseres Themas bedürfen wir keiner speciellen Methode. Die Versuche, welche zur Beantwortung der ersten angestellt worden sind, werden uns zugleich auch — so weit dies überhaupt z. Z. möglich ist — über die Rolle aufklären, welche die unentbehrlichen Stoffe bei der Embryonalentwicklung spielen.

Über die Methode, welche wir bei der Frage der Vertretbarkeit der unentbehrlichen anorganischen Stoffe durch andere ähnlicher chemischer Natur zu befolgen haben, werde ich an Ort und Stelle eingehender berichten, da wir aber auch in dem ersten Theil bisweilen einen Stoff durch einen anderen zu ersetzen haben werden, so sei hier schon erwähnt, dass man — will man z. B. 0,07 g KCl durch RbCl ersetzen — zu der künstlichen Seewassermischung nicht etwa nur 0,07 g RbCl , sondern eine weit größere Gewichtsmenge, welche mit 0,07 g KCl äquimolekular ist, hinzufügen muss. Die Molekulargewichte von KCl und RbCl verhalten sich ungefähr wie 1:1,6, wir müssten also zur Herstellung unseres Gemisches an Stelle

von 0,07 g ungefähr 0,11 g RbCl nehmen. In gewissen Fällen muss man außerdem bei der Vertretung eines Salzes durch ein anderes das Verhältniss beachten, in welchem die osmotischen Drucke äquimolekularer Lösungen dieser Salze zu einander stehen. Die »isotonischen Koeffizienten« von MgCl_2 und NaCl verhalten sich nach DE VRIES¹⁾ ungefähr wie 4:3. Wollen wir also eine MgCl_2 -Lösung herstellen, welche mit einer 3%igen Kochsalzlösung isotonisch ist, so dürfen wir nicht eine äquimolekulare Menge nehmen, sondern müssen diese letztere mit $\frac{3}{4}$ multipliciren, um die richtige Quantität zu erhalten. Im Kapitel über die Nothwendigkeit des Natriums werden wir dies zu beachten haben.

Was weiter das Eimaterial, das zu meinen Experimenten in Verwendung kam, anbetrifft, so habe ich es für zweckmäßig befunden, mich zunächst fast nur auf die dotterarmen Eier der Seeigel (*Sphaerechinus granularis* und *Echinus microtuberculatus*) und ihre verschiedenen Larvenstadien zu beschränken. Nur hier und da habe ich auch die Eier von *Asterias glacialis*²⁾, *Ciona intestinalis*, *Phallusia mammillata* und *Beroë ovata*, ferner die Planulae von *Cotylorhiza tuberculata*, Stöckchen von *Tubularia mesembryanthemum* und geschlechtsreife Thiere von Polycladen (*Stylochus neapolitanus*, *Disco-coelis tigrina* und *Thysanozoon Brocchii*) und von *Amphioxus lanceolatus* in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen. Die Eier wurden übrigens — dies sei noch ganz besonders betont — stets in normalem Seewasser befruchtet und erst dann in die künstliche Mischung gebracht, welche auf ihr Gentigen oder Ungentigen zum normalen Entwicklungsablauf geprüft werden sollte.

¹⁾ Analyse der Turgorkraft. PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. 14. 1884.

²⁾ Die Eier von *Asterias* sind wegen ihres launenhaften Reaktionsvermögens, das sich besonders am Ende der Laichzeit, zumal wenn die Thiere längere Zeit im Aquarium gehalten worden sind, in sehr störender Weise bemerkbar macht, zu Versuchen mit künstlichen Seewassergemischen sehr wenig geeignet. Außerdem sind sie äußerst empfindlich gegen einen Überschuss an kohlensaurem Kalk, was sich besonders daran zu erkennen giebt, dass zwischen den abgeplatteten Zellen auf dem Blastulastadium große Lücken existiren. Merkwürdig ist hierbei noch die Thatsache, dass die Abplattung der Zellen stattfinden kann, auch wenn noch längst nicht so viele Furchungszellen gebildet worden sind, wie einer normalen Blastula eigentlich zukommen. Diese Anomalien dürften einmal bei der Frage nach den Faktoren, welche die Abplattung und den epithelartigen Zusammenschluss der Furchungszellen bei der Blastulabildung bewirken, stark ins Gewicht fallen, wesswegen hiermit auf sie hingewiesen sein möge.

Um bei dem Überführen der Eier in die Versuchsmischung möglichst wenig normales Seewasser in dieselbe hineinzubringen, brachte ich eine sehr große Menge Eier in ein kleines Gefäß und ließ sie sich in demselben zu Boden setzen. Die Eier lagen dann sehr dicht über einander, so dass man nur sehr wenig Seewasser mit in die Pipette bekam. Aus derselben wurden die Eier sodann tropfenweise in die einzelnen Versuchskulturen vertheilt, und zwar verfuhr ich dabei gewöhnlich so, dass ich in ein Gefäß von 20 ccm Inhalt 2 Tropfen brachte. Auf diese Weise werden die Versuchsmischungen nur durch ganz minimale Spuren von natürlichem Seewasser verunreinigt. Um aber auch diese noch zu entfernen, goss ich die Versuchsflüssigkeit, nachdem sich die Eier zu Boden gesetzt hatten, ab und ersetzte sie durch ein neues Quantum. Bei den Versuchen, welche die Unentbehrlichkeit des Eisens beweisen sollten, habe ich die Mischung bis zu 6 Malen gewechselt.

Schwieriger war das Überführen von freischwimmenden Larven aus gewöhnlichem Seewasser in die Versuchsmischungen. Ich ging hierbei so zu Werke: Ich brachte zunächst eine möglichst große Anzahl Larven in ein kleines Salznäpfchen. Durch Klopfen an den Rand wurden sie in der Mitte desselben angehäuft und mit der Pipette in ein zweites Gefäß mit der Versuchsflüssigkeit gebracht. In demselben wurden sie wieder in der Mitte zusammengepocht und in ein anderes Näpfchen mit der gleichen Versuchsmischung übergeführt. Nachdem der Wechsel der letzteren auf dieselbe Weise schließlich noch ein drittes Mal wiederholt worden war, gelangten die Larven erst definitiv in das Kulturgefäß. Je nachdem man mit den Larven mehr oder weniger natürliches Seewasser in die Versuchsmischung gebracht hat, kann man das Verfahren abkürzen oder noch weiter in derselben Weise ausdehnen.

Endlich noch einige wenige Worte über die Zahl der Versuche, auf welche sich meine Mittheilungen stützen. Nie habe ich mich bei der Entscheidung einer Frage mit einem einzigen Experiment begnügt, sondern stets wurde eine ganze Reihe von Versuchen — wenn nöthig, mit abgeänderter Methode — angestellt. Nur in ganz seltenen Fällen war es mir wegen Mangels an Material nicht möglich, gewisse Versuche zu wiederholen. Auf die Resultate derselben lege ich in Folge dessen nur wenig Gewicht, und werde im Folgenden nur mit Vorsicht auf sie zu sprechen kommen. Das eine Experiment mit *Labrax*-Eiern in phosphorfreiem und phosphorhaltigem Medium ist hierher zu rechnen.

Die Zahl meiner Versuchsreihen beläuft sich bis jetzt — die Versuche, welche die Vertretbarkeit der nothwendigen Stoffe durch andere ähnlicher chemischer Natur betreffen, sind noch nicht abgeschlossen — auf 211, da aber jede Reihe mehrere Nummern aufweist, kommen im Ganzen ca. 780 einzelne Versuchskulturen heraus.

3. Historisches.

Obgleich die Fragen, deren Beantwortung wir uns in dieser Serie von Untersuchungen auf Grund einwandsfreier Experimente zur Aufgabe gemacht haben, von fundamentaler Bedeutung sind, und obgleich unsere Kenntnisse von den Aschenbestandtheilen, welche für die normale Entwicklung der Pflanzen unentbehrlich sind, bereits ziemlich weit vorgeschritten sind, hat man doch bis jetzt noch nie in systematischer Weise Versuche mit künstlichen Salzlösungen zur Bestimmung der nothwendigen anorganischen Baumaterialien sich entwickelnder thierischer Eier angestellt. Nur von einigen wenigen Forschern ist das Thema hier und da kurz gestreift worden.

An erster Stelle von diesen müssen POUCHET und CHABRY¹ genannt werden, deren Mittheilungen ich bereits früher an verschiedenen Stellen meiner »experimentellen Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere« zu würdigen hatte. Durch Ausfällen des Kalkes mit Kalium- oder Natriumoxalat stellten diese beiden Forscher nämlich fest, dass die Larven von *Strongylocentrotus* — sofern nicht aller Kalk ausgefällt war — zwar die innere Organisation von Pluteis, aber nicht deren äußere schlanke Form und vom Kalkgerüst nur Rudimente bekamen. Ja in einigen Fällen konnten sie sogar Larven mit Wimperring und dreigliedrigem Darm züchten, welche vollständig der Kalknadeln entbehrten. Die Hemmung der Skelettbildung machte sich bereits bemerkbar, wenn der Kalkgehalt nur um $\frac{1}{10}$ vermindert worden war. Man kann aus diesen Thatsachen den Schluss ziehen, dass die Eier der Seeigel den zur Skelettbildung nothwendigen Kalk nicht aufgespeichert enthalten.

¹ I. Sur le développement des larves d'Oursin dans l'eau de mer privée de chaux. Compt. rend. de la soc. de Biol. Paris 1889. II. De la production des larves monstrueuses d'Oursin par privation de chaux. Compt. rendus de l'Ac. d. sc. Paris. Tome 108. pag. 196—198. III. L'eau de mer artificielle comme moyen tératogénique. Journ. de l'anat. et de la phys. T. 3. pag. 295. In den drei Abhandlungen sind ganz dieselben Experimente geschildert. Die zuletzt angeführte Arbeit ist die ausführlichste.

sondern dass die Larven denselben erst aus dem umgebenden Medium aufnehmen. Nun habe ich aber nachgewiesen, dass man dieselben Larvenformen auch bei normalem Kalkgehalt züchten kann, wenn man zu dem Meerwasser gewisse Salze z. B. Kaliumsalze züfugt; und durch das Ausfällen mit Kaliumoxalat mussten nothwendigerweise an Stelle der Calciumsalze die betreffenden Kaliumsalze in das Meerwasser gelangen. Man muss in Folge dessen mit der Möglichkeit rechnen, dass die Anwesenheit dieser letzteren Salze, nicht aber die Verminderung des Kalkgehaltes die Skelettbildung alterirt habe. Außerdem ist aber der oxalsaurer Kalk keineswegs im Meerwasser so absolut unlöslich, sondern immer noch löslich genug, dass er den Seeigellarven schädlich werden kann, wie ich mich durch Versuche überzeugt habe¹⁾. Der Schluss, den wir oben aus den von POUCHET und CHABRY mitgetheilten Beobachtungen gezogen haben, ist also nicht ohne Weiteres berechtigt. Trotz alledem trifft er aber das Richtige, wie sich aus meinen Versuchen mit künstlichen Seewassermischungen ohne CaSO_4 und CaCO_3 ergeben wird. Auch POUCHET und CHABRY hatten die Absicht, ihre Versuche mit kalkfreiem, künstlichem Seewasser anzustellen. Es gelang ihnen aber absolut nicht, ein solches herzustellen, weil ihnen — wie ich jetzt sagen kann — die Unentbehrlichkeit des phosphorsauren Kalkes für die Entwicklung der Seeigeleier von der Furchung an unbekannt war.

Enger noch als die Experimente der beiden Forscher schließen sich meinen Untersuchungen einige Versuche von LOEB²⁾ mit *Tubularia mesembryanthemum* an. Derselbe konnte nämlich mittels künstlicher Salzmischungen feststellen, »dass Kalium in der Lösung in geringer Menge nothwendig enthalten sein muss, wenn Regeneration des Polypen stattfinden soll, dass aber zur Bildung normaler Polypen und für ein normales Wachsthum auch Magnesium erforderlich ist«. Hierzu fügt LOEB noch die Worte: »diese beiden Substanzen neben NaCl (das möglicherweise ersetzbar ist) sind aber für Regeneration und Wachsthum der *Tubularia* ausreichend«. Wir müssen aber diesen letzteren Satz ganz entschieden beanstanden, da LOEB zur

¹⁾ In einer Mischung, welche 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgCl_2 (feucht), 0,26% MgSO_4 und CaHPO_4 enthielt und ca. 5 Stunden über Calciumoxalat gestanden hatte, starben sowohl die Eier von *Sphaerechinus* wie die von *Echinus* ungefurcht ab!

²⁾ Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. II. Würzburg 1892. pag. 65.

Lösung seiner Salze Neapler Serinowasser benutzt hat, welches neben anderen Bestandtheilen vor allen Dingen auch phosphorsauren, schwefelsauren und kohlensauren Kalk enthält, deren Vorhandensein im umgebenden Medium ebenfalls eine nothwendige¹⁾ Existenzbedingung der *Tubularia* sein könnte.

Die beiden Arbeiten, welche wir bis jetzt besprochen haben, zeigten in so fern eine gewisse Verwandtschaft, als sie den Einfluss des Fehlens oder Vorhandenseins eines Stoffes auf die morphologische Ausbildung studirten. Die nun folgenden Untersuchungen thun dies zwar nicht, dürfen aber trotzdem nicht übergangen werden.

Die erste Stelle nimmt hier die Mittheilung von R. IRVINE und G. S. WOODHEAD über »Secretion of Carbonate of Lime by Animals²⁾ ein. Mittels künstlich hergestellter Seewassermischungen suchten diese Forscher festzustellen, welches Kalksalz die Krabben zur Erhärtung ihres Chitinpanzers nach der Häutung durch Inkrustirung mit Calciumcarbonat nöthig haben. Das Resultat ihrer Versuche war, dass in einer Mischung, welche abgesehen von NaCl, MgCl₂, MgSO₄ und K₂SO₄ 0,1276% schwefelsauren Kalk enthielt, gehäutete Krebse ihren Panzer nicht zu erhärten vermochten, dass sie aber dazu im Stande waren, wenn eine 0,12% CaSO₄ entsprechende Menge Calciumchlorid zugesetzt wurde. Die Verkalkung des Chitinpanzers ging dann in normaler Weise vor sich. Die beiden Forscher ziehen hieraus den Schluss, dass der schwefelsaure Kalk zur Erhaltung des Lebens ihrer Versuchsthiere nicht nöthig und zur Lieferung des Kalkes für die Erhärtung des Panzers nicht tauglich ist, dass der hierfür nöthige Kalkbedarf vielmehr durch Aufnahme von CaCl₂ aus dem umgebenden Medium gedeckt wird. Dieses Resultat ist in so fern einigermaßen auffallend, als man erwarten sollte, dass die Krabben auch dann, wenn zur Mischung nur CaSO₄ verwendet worden ist, wegen des Vorhandenseins von Chloriden die Möglichkeit haben, Chlorcalcium aus dem umgebenden Medium aufzunehmen.

IRVINE und WOODHEAD machten außerdem einen Versuch³⁾, festzustellen, welche Salze zur Erhaltung des Lebens mariner Organismen unentbehrlich sind. Sie brachten nämlich Krabben zunächst in eine 2,75%ige Kochsalz-Lösung und beobachteten, dass dieselben darin nach wenigen Tagen starben. War dagegen der Lösung noch

¹⁾ Vgl. hierzu jedoch pag. 685 meiner Arbeit.

²⁾ Proc. of the Royal Soc. of Edinburgh. Vol. 16. 1889. pag. 324 ff.

³⁾ l. c. pag. 330.

Magnesiumchlorid in dem Verhältniß, in dem es im Meerwasser vorkommt, zugesetzt worden, so schienen sich Krabben und Fische in ihr ganz wohl zu befinden. Man kann aus diesem Versuch schließen, dass die Anwesenheit von Magnesium im umgebenden Medium eine nothwendige Existenzbedingung für die betreffenden Thiere ist; dies mag auch ganz richtig sein, einwandsfrei ist der Versuch aber nicht, da durch eine dritte Kultur nicht bewiesen worden ist, dass das Wohlbefinden der Krebse in der magnesiumhaltigen Kultur nicht einfach an der Vermehrung des Salzgehaltes lag. Außerdem wurde zur Lösung Süßwasser benutzt, welches verschiedene Substanzen enthält, die eventuell z. Th. ebenfalls zur Erhaltung des Lebens der Krabben unentbehrlich sind. Wir haben also durch das nebenbei angestellte Experiment gar nichts Sicheres über die anorganischen Stoffe erfahren, welche zur Lebenserhaltung der betreffenden Thiere unentbehrlich sind.

Am Schlusse unserer historischen Übersicht angelangt, müssen wir schließlich noch auf verschiedene Arbeiten S. RINGER's und zumal auf jene hinweisen, welche derselbe gemeinsam mit A. G. PHEAR¹⁾ veröffentlicht hat. Dieselben sind zwar nicht von dem Gesichtspunkte aus angestellt worden, den ich bei meinen Untersuchungen im Auge gehabt habe, lassen sich aber vielleicht trotzdem z. Th. mit diesen vereinigen.

Die beiden genannten Forscher konnten nämlich feststellen, dass Kaulquappen und *Tubifex rivulorum* in destillirtem Wasser schnell bewegungslos werden und unter vollkommener Desorganisation zu Grunde gehen. Wurden aber zu dem Wasser vorher geringe Quantitäten gewisser Substanzen zugesetzt, so wurde seine Schädlichkeit aufgehoben, und die Thiere konnten in ihm mehrere Tage und länger am Leben bleiben, bei den Kaulquappen erfolgte der Tod in destillirtem Wasser bereits nach $2\frac{1}{2}$ —7 Stunden, während sie in demselben Wasser z. B. bei Zusatz von 1 in 1000 oder 1 in 500 Kaliumbicarbonat noch am 8. Tage genau so wohl waren wie vorher.

Zu den Salzen, welche das Leben erhalten können, gehören, von Kalium bicarbonicum abgesehen, u. a. folgende: citronensaures Kalium ($\text{KH}_2\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7$ und $\text{K}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7$), Kaliumoxalat ($\text{K}_2\text{C}_2\text{O}_4$), Di- und

¹⁾ The influence of saline media on the tadpole. Journ of Phys. Bd. 17. 1894/95. pag. 423, und The influence of saline media on *Tubifex rivulorum*. Ibidem. pag. XXII des Anhanges: Proc. of the phys. soc. In der ersten Arbeit findet man Angaben über die übrigen Arbeiten von RINGER allein und von RINGER und BUXTON.

Trikaliumphosphat (K_2HPO_4 und K_3PO_4), ferner verschiedene Natriumsalze und kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk. Nun werden wir aber in den folgenden Abschnitten sehen, dass auch für die Entwicklung und Lebenserhaltung der Seeigellarven Kalium, Natrium und Calciumphosphat nothwendig sind. Man könnte in Folge dessen aus den Experimenten von RINGER und PHEAR herauslesen, dass auch für die Erhaltung mancher Süßwasserthiere die Anwesenheit bestimmter Salze im umgebenden Medium eine nothwendige Existenzbedingung ist. Leider geht dies aber nicht ohne Weiteres an, weil erstens aus den Experimenten nicht zu ersehen ist, ob die Erhaltung des Lebens einfach von einer bestimmten physikalischen Beschaffenheit, d. h. von einem gewissen minimalen Salzgehalt oder von einer bestimmten chemischen Zusammensetzung des Wassers abhängig ist, da die Kaulquappen sowohl in einer Mischung, welche nur phosphorsauren Kalk, wie in einer solchen, die nur doppeltkohlensaures Kalium oder Kochsalz enthielt, am Leben blieben und die Versuche nie länger als über 8 Tage ausgedehnt wurden. Sodann kam nicht allen Kaliumsalzen die Eigenschaft zu, das Leben der Kaulquappen zu erhalten, ja sie ging sogar dem Chloride ab, welches wir zur Herstellung unserer künstlichen Seewassermischungen verwendet haben. Endlich ist merkwürdig, dass selbst starke Gifte wie Cyankalium (1 in 80 000) und freie Blausäure (1 in 500 000) das Leben der Larven, ersteres sogar für lange Zeit, erhalten konnten.

So sehr ich mich also vor allen Dingen angesichts der Thatsache, dass die Tubificiden in destillirtem Wasser, welches 24 Stunden über $Ca_3P_2O_8$ gestanden hatte, ebenso gut weiter lebten wie in Leitungswasser, dazu verleitet fühle, das Absterben der Thiere in destillirtem Wasser auf das Fehlen von nothwendigen anorganischen Aschenbestandtheilen und das Lebenbleiben bei Anwesenheit von Calciumphosphat etc. auf das Vorhandensein eines unentbehrlichen Stoffes zurückzuführen, so sehr machen mich andere Resultate RINGER's und PHEAR's in dieser Deutung wieder unsicher. Diese Unsicherheit wächst noch angesichts einer Untersuchung von LOCKE¹⁾, welcher das Absterben der Thiere in destillirtem Wasser im Anschluss an NÄGELI's Untersuchungen »über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen«²⁾ auf Verunreinigung durch das Kupfer des

¹⁾ On a supposed action of distilled water as such on certain animal organisms. Journ. of Phys. Bd. 18. 1895. pag. 319.

²⁾ Denkschriften der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft. Bd. 23. 1893.

Destillationsapparates zurückführt und das Lebenbleiben in Aqua destillata, dem eines der oben erwähnten Salze zugesetzt ist, dadurch erklärt, dass diesen Stoffen die Eigenschaft zukommt, auf irgend eine Weise die vorhandenen Kupferspuren unschädlich zu machen. Eine kritische Erörterung des LOCKE'schen Erklärungsversuches würde zu weit führen und hier nicht am Platze sein. Ohne die schädliche Wirkung der Kupferspuren des destillirten Wassers bestreiten zu wollen, glaube ich jedoch nicht, dass der Versuch zur Erklärung aller von RINGER und PHEAR gewonnenen Ergebnisse hinreicht, sondern halte es noch nicht für ausgeschlossen, dass durch künftige Versuche die Nothwendigkeit der Anwesenheit bestimmter anorganischer Salze auch für die Erhaltung des Lebens und für die Entwicklung mancher Süßwasserthiere bewiesen werden kann, wie wir dies im Folgenden für marine Organismen thun werden.

I. Theil.

Über die zur normalen Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen Stoffe.

1. Die Unentbehrlichkeit des Phosphors.

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

a. Experimente mit einfachen, CaCO_3 -freien Mischungen.

Gleich bei den ersten Versuchen, welche ich zur Lösung der ersten Theilfrage meines Themas anstellte, machte ich die merkwürdige Entdeckung, dass das allerwesentlichste Salz, ohne das nicht einmal der Ablauf der Furchung möglich ist, gerade zu jenen gehört, welche im Meerwasser nur in Spuren enthalten sind; es ist dies das Phosphat von Calcium.

Ich hatte am 29. November 1895 neben anderen Kulturen mit demselben Eimaterial auch zwei Versuche mit den gleichen Salzen (3% NaCl ; 0,07% KCl und 0,26% MgSO_4) angesetzt, die aber in dem einen Fall in Aqua destillata, im anderen dagegen in Wasserleitungswasser gelöst worden waren. Das Schicksal dieser beiden Kulturen war folgendes:

In der letzteren waren am anderen Tage Blastulae vorhanden, welche frei im Wasser umherschwammen, jedoch nicht die Größe normaler Larven besaßen, sondern bedeutend kleiner und auch bisweilen nicht von runder, sondern von eckiger Gestalt waren. Die Larven

entwickelten sich trotz ihres abnormen Aussehens weiter und ließen am 3. December einen dreigliederigen Darm, ein von einem Wimperring umsäumtes Mundfeld, dagegen keine Kalknadeln erkennen. Ihre Größe stand auch jetzt noch bedeutend hinter der normaler Larven gleichen Alters zurück. Einen merkwürdigen Eindruck machten viele der kleinen krüppeligen Larven am darauffolgenden Tage, am 4. December. Sie besaßen nämlich am animalen Pole über der Mundöffnung resp. über der Stelle, wo sich die letztere bilden sollte, einen zapfenförmigen Auswuchs (vgl. Fig. 32 und 33, wie ich ihn früher unter besonderen abnormen Bedingungen an *Gastrulis*¹⁾ und vereinzelt auch an Larven von *Pluteusorganisation* aber ohne Arme²⁾ beobachtet hatte. Einen höheren Grad der Ausbildung erreichten die abnormen Larven an den darauffolgenden Tagen nicht, sie starben allmählich ab, ohne Kalknadeln und Fortsätze und damit eine pluteusähnlichere Gestalt erhalten zu haben.

In grellem Gegensatz hierzu steht nun das Resultat, welches sich in der anderen Kultur mit den gleichen, aber in *Aqua destillata* gelösten Salzen herausstellte. Der bei Weitem größte Theil der Eier begann sich hier zwar auch — wenn auch in abnormer Weise — zu theilen, aber nachdem 2, 3, 4 oder 5 Kugeln von verschiedener Größe gebildet waren, hatte die Zerklüftung bereits ihr Ende erreicht, die übrigen bei einem kleinen Theile der Eier überhaupt nicht — nicht einmal in abnormer Weise — eingeleitet worden war.

Da sich nun die beiden Kulturen nur dadurch von einander unterschieden, dass in dem Falle, wo sogar der Ablauf der Furchung verhindert worden war, *Aqua destillata*, im anderen dagegen Wasserleitungswasser zur Lösung verwendet worden war, so lag es auf der Hand, dass das Wasserleitungswasser einen oder auch mehrere Stoffe enthalten musste, welche bereits zur Furchung nothwendig sind, und da weiter das neapolitanische Trinkwasser aus einem Kalkgebirge kommt, konnte man ein oder mehrere Kalksalze für diesen resp. diese Stoffe halten. Schwefelsaurer Kalk war hierbei von vorn herein ausgeschlossen, denn eine Kultur, welche zu gleicher Zeit wie die beiden oben erwähnten angesetzt worden war, aber neben NaCl , KCl und MgSO_4 noch CaSO_4 in concentrirter Lösung enthielt, lieferte ein ähnliches Resultat wie jene Kultur mit den drei in *Aqua destillata* gelösten Salzen. Es blieben in Folge dessen nur noch kohlen- und

¹⁾ Exp. Unt. I. pag. 462 ff.

²⁾ Ibidem. pag. 465.

phosphorsaurer Kalk übrig. Mein Verdacht fiel natürlich sofort auf den letzteren, da nichts näher lag, als das nahezu gänzliche Unterbleiben der Furchung auf den Phosphormangel der künstlichen Seewassermischung zurückzuführen.

Wie recht ich mit dieser Vermuthung hatte, bewiesen die Versuche, welche mit phosphorhaltigen Mischungen angestellt wurden. Ich bereitete dieselben auf die oben angegebene Weise d. h. stellte ein größeres Quantum 3% ige NaCl-Lösung in Aqua destillata her, fügte eine Messerspitze CaHPO_4 hinzu, schüttelte die Flüssigkeit öfters tüchtig und filtrirte nach 12 Stunden den ungelösten Rückstand ab. Zu einem Theile dieser phosphorhaltigen Mischung wurde nun 0,26% MgSO_4 , zu einem zweiten 0,07% KCl und zu einem dritten 0,07% KCl + 0,26% MgSO_4 gesetzt, und befruchtete Eier in diese künstlichen Seewasserlösungen gebracht.

Wie ich erwartet hatte, lief nun die Furchung im Gegensatz zu den Kulturen ohne phosphorsauren Kalk in allen drei Gefäßen bis zu Ende ab: in dem ersten kam es zur Bildung von kleinen dickwandigen, häufig etwas eckigen und verzerrten Blastulis, in dem zweiten bekamen die kleinen krüppeligen Blastulae sogar einen Urdarm und häufig am animalen Pole den oben erwähnten rüssel-förmigen Fortsatz und im dritten endlich schlugen die Eier genau den gleichen Entwicklungsgang wie jenen ein, den wir oben bei jener Kultur kennen gelernt haben, die NaCl, KCl und MgSO_4 in Wasserleitungswasser gelöst enthielt. Es entstanden nämlich in ihr die merkwürdigen Larven von geringerer als normaler Größe ohne Kalknadeln und Plutensfortsätze, aber mit dreigliederigem Darm, Mund, Wimperring und rüsselförmigem Fortsatze am animalen Pole über dem Munde. Gerade das letztere Charakteristikum und der Umstand, dass die relative Lage von Mund und After zu einander mehr oder weniger gestört war, gaben den Larven ein merkwürdiges, von den typischen arm- und skeletlosen, aber sonst normalen Pluteuslarven abweichendes Aussehen, wie an den Fig. 32 und 33 zu erkennen ist. Nach diesem Resultate ist es also vollkommen sicher gestellt, dass Phosphor bereits zur Furchung der Seeigeleier nothwendig ist und dass derselbe von dem im Meerwasser vorhandenen Calciumphosphat geliefert wird.

Die zahlreichen Versuche, welche ich, abgesehen von den vorstehenden Experimenten, zur Prüfung meiner Entdeckung anstellte, ließen alle auf das deutlichste die Unentbehrlichkeit des Phosphors bereits für die Furchung erkennen. Deutlich trat dies z. B. an drei

Kulturen vom 9. December 1895 hervor, von denen die eine $\text{NaCl} + \text{MgSO}_4$; die zweite mit $\text{NaCl} + \text{KCl}$ und die dritte NaCl , $\text{KCl} + \text{MgSO}_4$ in Aqua destillata ohne Phosphorzusatz gelöst enthielt. In der ersten und zweiten blieben alle Eier ungefurcht und auch in der dritten war die Theilung bei ca. $\frac{2}{3}$ unterdrückt, während das letzte Drittel wenigstens einen Ansatz zur Zerklüftung zeigte, indem sie in zwei oder selten auch in 3—4 Theilprodukte von ungleicher Größe zerfallen waren. Hätte sich dagegen in den Kulturen neben den anderen Salzen auch noch CaHPO_4 befunden, so wäre die Furchung in allen dreien bis zu Ende gediehen, ja in der zweiten und dritten wäre die Entwicklung sogar noch weiter gegangen, wie wir bereits oben sahen.

Die Versuche ohne und mit Phosphor, welche wir bis jetzt aufgeführt haben, wurden sämmtlich mit Eiern von *Sphaerechinus* angestellt. Um nun aber auch an einer *Echinus*-Zucht die Nothwendigkeit des Phosphors zu beweisen, wählte ich eine, die am 27./12. 1896 angesetzt wurde. Die Mischung enthielt: 3% NaCl ; 0,07% KCl ; 0,5% MgSO_4 und 0,1% CaSO_4 ; ein Theil davon war mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ versetzt worden, während der andere davon frei blieb. Das Resultat war äußerst frappant: In der phosphorfreien Mischung blieben die meisten Eier ungefurcht, nur einige theilten sich in 2, 3 oder 4, selten in einige Zellen mehr. In der Kultur mit Phosphor dagegen verlief die Furchung nicht nur zu Ende, sondern es kam auch zur Gastrulation, und die besten Larven bekamen sogar einen dreigliederigen Darm mit Mund, kurz die innere Organisation eines Pluteus, wenn auch ihre äußere Form von einem solchen recht bedeutend abwich, ja oft recht abenteuerlich aussah (z. B. Fig. 35). Trotz dieser abweichenden Form der Larven ist aber der Unterschied zwischen der Kultur ohne und mit Phosphor von der wünschenswerthesten Deutlichkeit.

Wie viele Eier in phosphorfreien Lösungen ungefurcht bleiben, ob alle oder nur ein größerer oder geringerer Theil, dies hängt natürlich im hohen Maße von der individuellen Beschaffenheit des verwendeten Eimaterials ab; nie und nimmermehr geht aber die individuelle Verschiedenheit bei *Sphaerechinus granularis* und *Echinus microtuberculatus* so weit, dass man ganz normale Furchung — und sei es auch nur bis zu dem Achtzellenstadium — auch in phosphorfreiem Medium beobachten könnte. Stets hört die Zerklüftung — wenn sie sich überhaupt einstellt — bald auf und auch dann liefert sie höchstens einmal einige normale Zweizellenstadien, während bei

weiterer Zerklüftung in 3, 4 oder auch 5 Kugeln nach meinen Erfahrungen immer pathologische Bilder¹⁾ auftreten.

b. Experimente mit Mischungen, die sämtliche Salze außer Calciumphosphat enthalten.

Alle Versuche, deren Resultate wir bis jetzt als Beweise für die Unentbehrlichkeit des Phosphors angeführt haben, wurden mit Mischungen angestellt, welche bei Phosphorzusatz die Entwicklung der Eier zwar bis zu einem gewissen Grade gestatteten, dagegen aber nie die Entstehung normaler Plutei erlaubten. Der Grund hierfür ist darin zu suchen, dass die verwendeten Lösungen noch nicht alle zur normalen Entwicklung nothwendigen Stoffe enthielten, und dass vor allen Dingen in ihnen kohlensaures Calcium fehlte, dessen Unentbehrlichkeit wir später nachweisen werden. Die Folge der Verwendung solcher einfacher Versuchsmischungen war bei Phosphorzusatz die Entstehung von Larven, welche höchstens die Organisation jener besaßen, die in den Fig. 31—33 dargestellt sind.

Um nun den Unterschied zwischen den phosphorfreien und phosphorhaltigen Kulturen noch größer zu machen, um also bei Phosphorzusatz nicht nur Larven von der Entwicklungsstufe der oben erwähnten, sondern typische Plutei zu erhalten, wurden auch verschiedene Versuche mit Mischungen angestellt, welche alle Salze außer Calciumphosphat enthielten. Der eine Theil einer solchen Lösung blieb phosphorfrei, während der andere mit phosphorsaurem Calcium nachträglich versetzt wurde.

Als Beispiel einer solchen Parallelkultur ohne und mit Phosphor will ich an erster Stelle eine Zucht mit Eiern von *Echinus* anführen, welche am 24./2. 1897 angesetzt worden war. Die Mischung, welche dazu verwendet wurde, enthielt 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,26% MgSO₄, 0,5% MgCl₂ (es wurde an Stelle von 0,32% MgCl₂ 0,5% genommen, weil das Salz feucht war), 0,1% CaSO₄; CaCO₃ und FeCO₃. Letztere beiden Salze wurden mittels Kohlensäure gelöst, welche in langsamem Strome durch die Mischung geleitet wurde. Vor dem Gebrauch wurde die künstliche Seewasserlösung eine Nacht lang mit einem Durchlüftungsapparat gründlich durchlüftet, um eine Alterirung der Entwicklung in Folge von Sauerstoffmangel auszuschließen.

¹⁾ Eine genaue Untersuchung dieser pathologischen Theilung in phosphorfreiem Wasser würde vielleicht für jene Forscher von Interesse sein, welche sich mit der Mechanik der Zelltheilung beschäftigen.

Ein Theil der phosphorfreien Lösung war am vorhergehenden Abend mit etwas Calcium phosphoricum bibasicum versetzt worden, dessen ungelöst gebliebener Rückstand kurz vor Beginn des Versuchs abfiltrirt wurde.

Die Eier kamen Morgens 11 Uhr in die beiden Mischungen ohne und mit Phosphor hinein. Abends um 6 Uhr bot sich bei der Durchmusterung der Versuchsgefäße folgendes Bild dar: Einige Eier waren in der Mischung ohne Phosphor überhaupt ungetheilt geblieben, einige andere wiesen zwei Zellen auf, die meist von gleicher, bisweilen jedoch auch von verschiedener Größe waren, das Gros der Eier hatte sich aber weiter gefurcht, so dass bis zu 12 Kerne gezählt werden konnten. Hier und da mochten auch noch einige mehr vorhanden sein. Der Zahl der Furchungskerne entsprach jedoch die Zahl der Zellen nicht, da sehr häufig mehrere Kerne in einer Zelle zu sehen waren, ja sogar ganz ungetheilte Eier eine verschieden große Zahl enthalten konnten. Auffallend war an den Kernen ihre verschiedene Größe, und auch an den Theilungsfiguren konnte man schon an dem lebenden Objekt Abweichungen vom normalen Verlauf des Processes bemerken. Waren mehr als zwei Zellen vorhanden, so war der Habitus der Furchungsbilder stets abnorm. Bei einigen Eiern kam sogenannte Knospenfurchung vor, am auffallendsten war aber das äußerst dichte Aneinandergedrücktsein der einzelnen Zellen, welches einen derartigen Grad erreichen konnte, dass die Zellgrenzen nur sehr schwierig noch zu sehen waren. Vielleicht mögen in Folge dieser abnormen Aneinanderpressung der Zellen gegen einander bisweilen ursprünglich getrennte Furchungszellen nachträglich wieder verschmolzen sein und so zu mehrkernigen, unfurchten Eiern resp. zu mehrkernigen Furchungskugeln geführt haben.

Einen geradezu frappirenden Unterschied zu diesem Befund in der phosphorfreien Mischung bildete nun aber jener in der phosphorhaltigen. Die Eier hatten sich hier nicht nur alle gefurcht, sondern es war sogar bereits zur Bildung des Blastulaepithels gekommen, das allerdings noch frei von Wimpern war.

Als am darauffolgenden Morgen die beiden Kulturen wieder durchmustert wurden, stellte es sich in der ohne Phosphor heraus, dass die Furchung seit dem vorhergehenden Abend keine oder so gut wie keine Fortschritte gemacht hatte. Die Zellen waren jetzt nicht mehr, wie vorher, dicht an einander gepresst, sondern abgerundet, so dass ihre Zahl leicht festzustellen war. Mehr als 16 waren nie vorhanden, im Gegentheil in der Mehrzahl der Fälle

weniger, nämlich zwei, drei, vier, fünf, sechs oder mehr Zellen. Von den Kernen, welche am vorhergehenden Abend sehr deutlich sichtbar waren, konnte man nicht die Spur mehr erkennen.

Im Gegensatz hierzu fanden sich in der phosphorhaltigen Mischung gegen Mittag, also ca. 25 Stunden nach Beginn des Versuchs, muntere, freischwimmende Larven vor, welche bereits einen kurzen Urdarmansatz aufwiesen. Aus denselben gingen an den folgenden Tagen sehr viele schöne Plutei hervor, von denen in Fig. 2 einer wiedergegeben ist. Der gewaltige Unterschied zwischen diesem Pluteus und den abnormen Furchungsstadien aus der phosphorfreien Mischung, von denen einige in Fig. 1 *a—c* dargestellt sind, beweist die Nothwendigkeit des Phosphors für die Entwicklung der Seeigeleier auf das schlagendste.

Ebenso frappant war das Resultat, welches ich mit den gleichen Mischungen mit Eiern von *Sphaerechinus granularis* erhielt. Die Furchung ging hier zwar in der phosphorfreien Mischung weiter und regelmäßiger vor sich als in der *Echinus*-Kultur, doch kam es auch hier nicht zum vollkommenen Ablauf derselben. Die Eier waren am 25. Februar 1897 11 a. m. in die Lösungen gebracht worden. Um 6¼ p. m. waren in der phosphorfreien Kultur die meisten Eier in 8—16, einige aber auch in mehr, in ca. 24—32 Zellen getheilt. Der Habitus der Furchungsbilder war weit regelmäßiger als in den *Echinus*-Zuchten ohne Phosphor, wenigstens konnte ich noch ganz normale 8-Stadien beobachten. Die Zellen waren ebenso wie in der *Echinus*-Kultur ohne Phosphor sehr dicht zusammengepresst, hatten sich aber am darauffolgenden Morgen wieder abgerundet. Die Furchung war während der Nacht nicht weiter gegangen; es waren 5—32, höchstens bisweilen einige Furchungskugeln mehr zu zählen.

In der phosphorhaltigen Mischung waren dagegen bereits wimpernde Blastulae außerhalb der Eihülle vorhanden. Dieselben gaben an den folgenden Tagen Pluteuslarven den Ursprung, von denen eine in Fig. 4 dargestellt ist. Zum Vergleich mit ihr habe ich in Fig. 3 *a* und *b* einige der Furchungsstadien aus der Lösung ohne Phosphor abgebildet.

Die Versuche mit CaCO_3 -haltigen Mischungen ohne und mit Phosphor haben in so fern noch ein besseres Resultat ergeben als die einfachen Mischungen ohne CaCO_3 , als in den phosphorhaltigen Lösungen mit CaCO_3 typische Plutei gezogen werden konnten, während in den CaCO_3 -freien bei Phosphorzusatz zwar auch Larven mit Darmtractus, aber von abnormem Aussehen und häufig von recht

abenteuerlichen Formen entstanden. In anderer Beziehung aber gaben gerade die einfachen Mischungen ohne CaCO_3 noch deutlichere Resultate als diejenigen mit Zusatz von kohlensaurem Kalke, da in den ersteren bei Phosphormangel meist der größte Theil der Eier überhaupt ungefurcht blieb oder, wenn sich ein Theil furchte, nur eine geringe Anzahl Zellen gebildet wurden, während in phosphorfreien Mischungen mit CaCO_3 die Unterdrückung resp. Hemmung der Furchung weniger ausgeprägt war. Dies zeigte sich namentlich in den phosphorfreien, aber CaCO_3 -haltigen *Sphaerechinus*-Zuchten, wo bis 32 Zellen oder auch noch mehr gebildet werden konnten. In eine lange Diskussion über das »Warum« des Unterschiedes zwischen den beiden Arten von künstlichen Seewassermischungen will ich mich nicht einlassen, da das schließliche Resultat doch kein entscheidendes sein würde. Es genügt, die Thatsache erwähnt zu haben.

Wir hatten zu den beiden phosphorhaltigen Kulturen, welche wir in diesem Abschnitte als Beispiele aufgeführt haben, sogenanntes Calcium phosphoricum bibasicum von der Zusammensetzung CaHPO_4 verwendet, während in zahlreichen anderen Fällen gesättigtes Calciumphosphat, Calcium phosphoricum tribasicum von der Zusammensetzung $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ mit gleichem Erfolge zugesetzt wurde. Als Nebenresultat haben wir also die Thatsache zu verzeichnen, dass die beiden genannten Phosphate das Phosphorbedürfnis der Seeigeleier decken können. Ein auffallender Unterschied macht sich zwischen den beiden Phosphaten nur in CaSO_4 - und CaCO_3 -freien Mischungen bemerkbar. in denen die Entwicklung weiter und mehr der Norm genähert verläuft, wenn CaHPO_4 zugesetzt wird, als dann, wenn $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zur Verwendung kommt. Der Grund für dieses verschiedene Verhalten ist aber nicht darin zu suchen, dass $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zur Lieferung der nöthigen Phosphormenge nicht geeignet ist, sondern ist darauf zurückzuführen, dass den Larven durch das löslichere CaHPO_4 eine größere Menge unentbehrlichen Kalkes zugeführt wird. Der Beweis hierfür besteht darin, dass sich die Larven in Lösungen ohne CaSO_4 mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ -Zusatz nicht nur ebenso weit, sondern sogar noch besser entwickeln als in Mischungen von gleicher Zusammensetzung mit CaHPO_4 , wenn man in den ersteren durch Zusatz von CaSO_4 oder CaCl_2 für das Vorhandensein einer genügenden Kalkmenge sorgt. Im Abschnitt 7 II 2, welcher über die Förderlichkeit von CaSO_4 als Calciumverbindung bei Abwesenheit von CaCO_3 handeln wird, werden wir auf den Unterschied zwischen CaSO_4 - und CaCO_3 -freien Mischungen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ und solchen mit CaHPO_4 zurückzukommen haben.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

a. Experimente mit einfachen, CaCO_3 -freien Mischungen.

Meine Versuche über den Einfluss von phosphorfreien und phosphorhaltigen Mischungen auf die Entwicklung der Seeigeleier auch auf spätere Stadien auszudehnen, dazu veranlassten mich verschiedene Beweggründe.

Einmal wünschte ich festzustellen, ob der phosphorsaure Kalk auch noch nach Vollendung der Furchung, also zur Organbildung nothwendig ist, und sodann wollte ich erfahren, ob im Falle der Entscheidung der ersten Frage im positiven Sinne vielleicht nachgewiesen werden könnte, dass der Phosphor nach vollendeter Furchung nur für bestimmte Prozesse nothwendig, für andere aber entbehrlich ist. Speciell glaubte ich, es könne sich eventuell herausstellen, dass der Phosphor nur für alle aktiven Wachstumsprozesse, welche mit Zelltheilung verbunden sind, unentbehrlich ist, während vielleicht alle passiven Wachstumsprozesse, welche durch Wasseraufnahme, d. h. durch Erhöhung des osmotischen Druckes hervorgerufen werden, auch in der phosphorfreien Mischung ungestört bis zu Ende ablaufen könnten.

Die Beantwortung dieser Fragen liefern die Resultate folgender Versuche.

Am 27./12. 1896 11 a. m. wurden Blastulae von *Sphaerechinus*, welche bereits eine minimale Urdarmeinsenkung aufwiesen, aus natürlichem Seewasser in zwei Gefäße gebracht, von denen das eine phosphorfreie, das andere phosphorhaltige Mischung von der Zusammensetzung: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgSO_4 und 0,1% CaSO_4 enthielt.

Als am gleichen Tage 5 $\frac{3}{4}$ p. m. die Versuchsgläser durchmustert wurden, waren in der Mischung ohne Phosphor bereits alle Larven abgestorben, während in der phosphorhaltigen alle Larven lebten und munter im Wasser herumschwammen. Dieselben entwickelten sich an den folgenden Tagen weiter und waren am 31. Nachmittags zu äußerst typischen Larven geworden, welche einen Darm mit angedeuteter Gliederung und den definitiven Mund aufwiesen. Letzterer war meist wie bei den in Fig. 32 und 33 dargestellten Larven von einem rüsselförmigen Fortsatz überragt, welcher für Larven aus CaCO_3 -freien Kulturen charakteristisch ist.

Das Resultat dieses Versuchs lässt an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig: Phosphor ist auch für die Organbildung

unbedingt nothwendig, und zwar werden im phosphorfreien Medium nicht nur bestimmte Processe unterdrückt, während andere weitergehen, sondern es ist der ganze Organismus einem baldigen Tode geweiht.

Ich ging nun folgerichtig weiter und brachte am 25./12. 1896 10 a. m. ausgebildete Gastrulae von *Sphaerechinus* mit abgeflachter, zukünftiger Mundseite und Dreistrahlern, welche z. Th. bereits kurze Ansätze der Armstützen aufwiesen, in die beiden Mischungen ohne und mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$. In der ersteren waren die Larven bereits am selben Tage Nachmittags 3 Uhr abgestorben und im Zerfallen begriffen, während die Gastrulae in der Mischung mit Phosphor munter herumschwammen und es am 31. zu Larven mit schwach gegliedertem Darm und definitivem Mund gebracht hatten. Ihre Kalknadeln hatten sich jedoch nicht weiter entwickelt, waren vielmehr häufig zurückgebildet, da nur hier und da noch Larven mit dünnen Nadelchen zu sehen waren. Also auch mit Gastrulis dasselbe Resultat wie oben: Rasches Absterben der Larven in der phosphorfreien Mischung und Weiterentwicklung in der phosphorhaltigen.

Am 29./12. 9 35 a. m. wurden sodann Larven, welche im Begriff standen, sich in Plutei umzuwandeln und bereits zum Theil einen Darm mit angedeuteter Gliederung und mit Mundöffnung besaßen, aus natürlichem Seewasser in die beiden Mischungen gebracht. Bereits um 6 p. m. desselben Tages waren in der Lösung ohne Phosphor alle Larven im Zerfall begriffen und hatten ihr Kalkskelet eingebüßt. In der phosphorhaltigen Zucht aber entwickelten sie sich weiter und bekamen sämmtlich innere Pluteusorganisation, während ihre äußere Form von der eines Pluteus abwich, da das Skelet in der künstlichen Mischung, die keinen kohlensauren Kalk enthielt, nicht gewachsen war.

Auch mit verschiedenen Entwicklungsstadien von *Echinus* wurden Zuchten mit und ohne Phosphor angesetzt. Zu einer derselben verwendete ich auch ausgebildete vierarmige Plutei. Sie waren am 30./12. 1896 5 50 p. m. in die Mischungen gebracht worden. Am darauffolgenden Morgen waren die Thiere in der phosphorfreien Kultur bereits alle todt, desorganisirt und ihres Skelettes bis auf die dicken Endkolben der Scheitelstäbe verlustig gegangen, während in der Lösung mit Phosphor die Plutei noch lebten und in dem Besitze ihres vollständigen Skelettes waren.

b. Experimente mit Mischungen, die sämmtliche Salze außer Calciumphosphat enthalten.

Wie zu erwarten war, lieferten auch die Versuche, welche ich der Vollständigkeit wegen mit Mischungen anstellte, die alle Salze, vor allen Dingen also auch kohlensauren Kalk enthielten, ganz das gleiche Resultat wie jene mit einfachen, CaCO_3 -freien Mischungen ohne und mit Phosphorzusatz. Die Zusammensetzung der verwendeten Mischung war dieselbe wie oben bei den entsprechenden Versuchen mit befruchteten Eiern. Blastulae, Gastrulae und Plutei beider Seeigel wurden in dieser künstlichen Seewasserlösung ohne und mit Zusatz von $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ gezüchtet. Immer wurden die Larven in der phosphorfreien Zucht bald nach ihrer Überführung matt, stellten ihre Entwicklung ein und zerfielen mehr oder weniger rasch. Von ausgebildeten, eckigen Gastrulis von *Sphaerechinus*, welche am 27./2. 1897 3 $\frac{1}{4}$ p. m. in die Mischung ohne Phosphor gebracht worden waren, waren z. B. bereits am selben Tage Abends 6 $\frac{1}{2}$ Uhr die allermeisten todt und im Zerfall, nur einige dagegen noch so, wie sie in die Mischung hineingekommen waren. Aber auch diese entwickelten sich nicht die Spur weiter; am Nachmittag des darauffolgenden Tages waren auch sie kränklich.

Die Larven in den phosphorhaltigen Zuchten dagegen blieben nicht nur am Leben, sondern schritten auch in ihrer Ausbildung fort und bekamen ein Kalkskelet, falls sie als skeletlose Blastulae in die Mischung gebracht wurden, oder vergrößerten das bereits angelegte, wenn ihre Überführung erst auf späteren Stadien stattfand.

Wie man sieht, ist also das Hauptresultat der Versuche mit den complicirteren Seewassergemischen ohne und mit Phosphorzusatz vollkommen dasselbe wie jenes, das wir mit den einfacheren Mischungen erhalten haben. Im Speciellen ergab sich jedoch eine geringfügige Abweichung zwischen den phosphorfreien Mischungen ohne und mit kohlensaurem Kalk.

In der ersteren nämlich erfolgte der Zerfall der Larven im Allgemeinen rascher als in den CaCO_3 -haltigen Kulturen ohne Phosphor. Es ist dies ein Seitenstück zu der Thatsache, welche wir oben festgestellt haben, dass die Furchung in phosphorfreien Mischungen mit kohlensaurem Kalke zwar auch stehen bleibt, aber doch weiter geht als in CaCO_3 -freien Lösungen ohne Phosphor, in denen es sehr häufig bei den meisten Eiern überhaupt nicht zur Theilung kommt.

C. Versuche mit Eiern und späteren Entwicklungsstadien einiger anderer Seethiere.

a. Experimente mit befruchteten Eiern.

Nach Feststellung der wichtigen Thatsache, dass phosphorsaurer Kalk für die normale Entwicklung der Seeigeleier nothwendig ist, ja dass sogar die ausgebildeten Plutei, die doch bekanntlich ein gewisses Ruhestadium in der Entwicklung repräsentiren, ohne Anwesenheit von Phosphor im umgebenden Medium nicht existiren können, war es meine Aufgabe, wenigstens einen Beginn damit zu machen, den Gültigkeitsbereich der ermittelten Thatsache festzustellen.

Zunächst machte ich mich daran, die Gültigkeit des Satzes für Seesterneier zu prüfen. Ich brachte zu diesem Zwecke am 5. Februar 1896 befruchtete Eier von *Asterias glacialis* in folgende Mischungen: 1) 3% NaCl; 0,07% KCl; 0,26% MgSO₄ und 0,32% MgCl₂ ohne Phosphor und 2) in dieselbe Mischung mit Zusatz von CaHPO₄.

Der Unterschied zwischen den beiden Kulturen war ebenso frappant wie bei den Seeigeln. In der ersten Kultur blieben nämlich viele Eier überhaupt ungefurcht, bei anderen fanden sich in dem ungetheilten Ei mehrere helle Bläschen vor und die dritten endlich hatten sich in eine Anzahl Theilprodukte zerklüftet und zwar fast ausnahmslos in pathologischer Weise. In dem zweiten Gefäß war dagegen die Furchung bis zu Ende gediehen, ja es waren sogar einige runde, hohle Blastulae entstanden, während das Gros der Keime allerdings runzelig und faltig war, eine Erscheinung, die an den Blastulis von *Asterias* häufig zu beobachten ist. Es entwickelten sich nun zwar weder die pathologischen noch die normalen Keime in der phosphorhaltigen Mischung weiter, da dieselbe noch nicht alle zur Entwicklung nothwendigen Stoffe enthielt, aber trotz alledem ist der Unterschied zwischen ihr und der Kultur ohne Phosphor so groß, dass die Unentbehrlichkeit des letzteren auch für die Eier von *Asterias* sicher begründet ist. Andere Kulturen mit anderen Mischungen ohne und mit Phosphor förderten das gleiche Resultat zu Tage.

Etwas anders verhält es sich dagegen bei den Ascidien. Hier ist zwar auch mit voller Sicherheit Phosphor für den vollständigen Ablauf der Entwicklung nothwendig, doch geht die Entwicklung nach meinen Erfahrungen hier im phosphorfreien Medium weiter als bei den Eiern der Echinodermen, bei denen bereits die Furchung

ganz oder wenigstens theilweise unterdrückt wird. Folgende Kulturen mit Eiern von *Phallusia mamillata* beweisen dies.

Die Mischungen, welche zu denselben verwendet wurden, hatten nachstehende Zusammensetzung:

- 1) 3% NaCl; 0,07% KCl; 0,6% MgSO_4 und 0,1% CaSO_4 ohne P.
- 2) dieselbe Mischung + CaHPO_4
- 3) 3% NaCl; 0,07 KCl; 0,26% MgSO_4 ; 0,5% MgCl_2 (an Stelle von 0,32%, da das Salz nass war); 0,1% CaSO_4 ; und CaCO_3 ohne P.
- 4) die Mischung von Nr. 3 + CaHPO_4 .

Die Eier kamen am 7./12. 1896 2 15 p. m. in die Mischungen hinein. Am anderen Morgen sah man, dass die Furchung in der ersten phosphorfreien Mischung stattgefunden hatte. Es waren aber keine normalen Larven, sondern kompakte Keime entstanden, an denen von einer regelrechten Organisation nicht die Spur entziffert werden konnte. Die zweite Kultur mit derselben Mischung aber mit Phosphorzusatz war ganz bedeutend besser. Vollständig entwickelte, normale Larven waren zwar auch hier nicht vorhanden, man sah jedoch deutlich, dass sie sich weiter als in der ersten Zucht entwickelt hatten. Sie hatten sich bereits in die Länge gestreckt und ließen bisweilen deutlich den Beginn der Glieder in Rumpf und Ruderschwanz erkennen. Der Unterschied zwischen den beiden ersten Kulturen ohne und mit Phosphor ist also deutlich genug, um die Nothwendigkeit des phosphorsauren Kalkes auch für die Entwicklung der Ascidien zu beweisen.

Noch schlagender trat dies bei den beiden anderen Kulturen hervor. In den phosphorfreien Mischungen war es hier ebenso wie in der ersten Zucht zur Bildung kompakter, abnormer Keime gekommen, unter denen sich nur vereinzelt vorfanden, die etwas besser aussahen und etwas weiter entwickelt als in Nr. 1 schienen, ohne dass sie freilich den Anspruch erheben konnten, normale Larven mit Darm-, Chorda- und Nervenrohranlage zu sein. In einem geradezu riesigen Gegensatz stand hierzu die vierte Mischung mit Phosphor. In ihr waren aus den Eiern normale Ascidienlarven von der bekannten Organisation mit Darm, Chorda, Nervenrohr, Ruderschwanz etc. entstanden!

Die Furchung geht also bei Ascidien auch im phosphorfreien Medium vor sich, für die spätere Organbildung und deren normalen Ablauf ist aber die Phosphorzufuhr von

außen unentbehrlich. Auch die Versuche, welche ich mit Eiern von *Ciona intestinalis* angestellt habe, bestätigten dieses Resultat.

Aus dem letzteren darf man übrigens nicht etwa schließen, dass Phosphor bei den Ascidien nur für die späteren Stadien nothwendig, für die Furchung dagegen entbehrlich sei. Denn da es sich bei den Echinodermen herausgestellt hat, dass das Vorhandensein von Phosphor eine ganz allgemeine Lebensbedingung ist, ohne die kein einziges Entwicklungsstadium existenzfähig ist, so dürfte dies auch bei den Ascidien so sein. Desshalb deutet meiner Ansicht nach das oben festgestellte Resultat nur darauf hin, dass die Ascidien Eier, welche zu den Versuchen verwendet wurden, bereits eine gewisse Menge Phosphor enthielten, die bis zu einem bestimmten Punkt der Entwicklung ausreichte. Ob nun freilich diese Reservemenge schon im unbefruchteten Ei aufgestapelt ist oder ob sie erst während der Dauer der Befruchtung in natürlichem Seewasser in die Zwischenräume zwischen Ei und Eihüllen, eventuell zusammen mit anderen Stoffen, eingedrungen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Die letztere Alternative ist desshalb nicht ausgeschlossen, weil die Befruchtung bei den Ascidien nicht derartig rasch wie bei den Seeigeln vor sich geht, und die Eier in Folge dessen längere Zeit in dem mit Sperma versetzten Seewasser bleiben müssen.

Sehr gespannt war ich auf die Resultate, welche sich aus Versuchen mit nahrungsdotterreichen Eiern ergeben würden. Ich will die Schilderung derselben mit einem Versuche vom 26./3. 1897 11 a. m. beginnen. Derselbe war mit Eiern von *Beroë ovata* angestellt worden, welche sich bereits zu furchen begonnen und einen Ring von Makro- und Mikromeren gebildet hatten. Die verwendete Mischung war mit den chemisch-reinen Salzen von MERCK zubereitet worden und enthielt alle zur Entwicklung nothwendigen Salze bis auf phosphorsauren Kalk, welcher erst nachträglich als $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zu einem Theile der Mischung zugefügt worden war. Das Schicksal der beiden Kulturen war, dass die Eier in der phosphorfreien Lösung abstarben, die in der phosphorhalten dagegen sich zu den typischen, pigmentirten Larven mit den acht Wimperplattreihen und den vier Magentaschen entwickelten. Unter denselben fanden sich zwar auch Anomalien vor, welche durch Absterben eines Theiles der Furchungszellen und durch Weiterentwickeln der überlebenden zu Defektlarven entstanden waren, der Unterschied zwischen der Zucht ohne und mit Phosphor war aber so groß, dass er vollkommen genügte, um die Nothwendigkeit des phosphorsauren

Kalkes auch für die Entwicklung von *Beroë ovata* zu beweisen.

Ein ganz anderes Resultat ergab jedoch ein Versuch mit Eiern von *Labrax lupus*, von denen einige Hundert am 4./3. 1897 5 p. m., nachdem sie sich eben in zwei Zellen getheilt hatten, in die beiden Versuchsmischungen ohne und mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ gebracht worden waren. Hier stellte sich nämlich, so lange die Entwicklung überhaupt vor sich ging, kein Unterschied zwischen den beiden Kulturen heraus, in beiden kam es vielmehr zur Entstehung kleiner Fischembryonen von ca. 10 Urwirbeln oder einigen mehr. Da ich nun vor der definitiven Überführung in die Versuchsflüssigkeit der Eier viermal mit phosphorfreier Mischung abgespült hatte, und dadurch eine Verunreinigung durch zufällig mit in die Lösung gebrachte Phosphorspuren ausgeschlossen war, so geht aus der Thatsache hervor, dass die Eier von *Labrax* wenigstens bis zu dem betreffenden Stadium der Anwesenheit von Phosphor im umgebenden Medium nicht bedürfen. Ob ich freilich dasselbe Resultat auch auf späteren Entwicklungsstadien erhalten haben würde, vermag ich nicht zu entscheiden, da die Embryonen in keiner der Versuchsmischung und selbst nicht in gewöhnlichem Seewasser einen höheren Grad der Ausbildung erreichten¹⁾. Es bleibt also künftigen Untersuchungen vorbehalten, diese Lücke auszufüllen.

b. Experimente mit späteren Entwicklungsstadien und ausgewachsenen Thieren.

Um den Ergebnissen meiner bisher geschilderten Versuche eine noch breitere Basis zu verleihen oder vielmehr um zum Bau einer solchen die ersten Steine zusammenzutragen, habe ich auch eine Anzahl Experimente mit späteren Entwicklungsstadien, ja sogar mit erwachsenen Exemplaren im System weit aus einander stehender Thiere angestellt.

Der Versuch mit Bipinnarien von *Asterias glacialis* vom 1./1. 1897 2 30 p. m. mag die Reihe eröffnen, da es sich bei ihm noch um Echinodermenlarven handelt. Die verwendeten Mischungen hatten die Zusammensetzung: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgSO_4 und 0,1% CaSO_4 . Die eine davon war nachträglich mit CaHPO_4 versetzt

¹⁾ Die verwendeten Eier waren im Aquarium abgelegt worden und offenbar nicht ganz gesund, was sich schon daran zu erkennen gab, dass sie nicht wie normal an der Oberfläche schwammen, sondern am Boden lagen, da sie für die vorhandenen Öltropfen zu schwer waren.

worden, während die andere davon frei geblieben war. In der letzteren waren die Larven bereits am Nachmittag des darauffolgenden Tages todt und in Zerfall begriffen, während die Bipinnarien in der phosphorhaltigen Mischung noch am Leben waren und dies auch noch an den folgenden Tagen blieben. Die Anwesenheit von phosphorsaurem Kalk im umgebenden Medium ist also auch eine nothwendige Existenzbedingung für die Larven der Seesterne.

Ebenso unzweideutig fielen die Versuche mit *Planulis* von *Cotylorhiza tuberculata* aus, welche zum größten Theil die Eihülle noch nicht verlassen hatten. Ich stellte mit diesen Larven gleichzeitig eine doppelte Reihe von Versuchen an, indem ich einmal einfache, CaCO_3 -freie Mischungen und das andere Mal CaCO_3 -haltige verwendete. Am 7./12. 1896 6 p. m. wurden die Larven in die vier Versuchsfüssigkeiten ohne und mit CaHPO_4 übergeführt. Das Resultat war schlagend. In der CaCO_3 -freien Lösung ohne Phosphor starben die Planulae ab, während sie sich in der phosphorhaltigen weiter entwickelten und zu mehr oder weniger der Norm genährten Scyphostomapolypen wurden, die noch am 3./1. 1897 2 p. m. am Leben waren. Ebenso deutlich war das Ergebnis mit den CaCO_3 -haltigen Kulturen. In der phosphorfreien blieben hier zwar die Larven z. Th. länger am Leben als in der entsprechenden ohne CaCO_3 , ja sie entwickelten sich sogar, wenn auch in abnormer Weise, etwas weiter, dafür ging aber in der Kultur mit Phosphor die Entwicklung um so mehr dem normalen Verlaufe genähert vor sich. Es entstand nämlich in ihr eine sehr große Zahl Polypen von der typischen Scyphostomaorganisation, die einen weit gestünderen Eindruck als in der phosphorhaltigen Kultur ohne CaCO_3 machten. Noch am 3./1. waren sehr viele Larven am Leben und vollkommen munter, während in der Mischung ohne Phosphor nicht eine einzige der krüppeligen Larven mehr zu finden war.

Um schließlich zu sehen, ob auch für die ausgebildeten Scyphostomen die Anwesenheit von phosphorsaurem Kalk im umgebenden Medium eine nothwendige Existenzbedingung ist, brachte ich am 1./1. 1897 2 45 p. m. eine Anzahl davon aus natürlichem Seewasser in zwei CaCO_3 -freie Mischungen mit und ohne CaHPO_4 . Das Ergebnis war, dass die Larven in der letzteren Mischung bereits am 2. 1. Nachmittags todt und in Auflösung begriffen waren, während die Scyphostomen in der Lösung mit Phosphor noch lebten und auch noch am 3. lebend waren, obgleich die Überführung in die CaCO_3 -freie Mischung auch sie etwas geschädigt hatte.

Sehr wichtig für die spätere Beantwortung der Frage nach dem Grund des Absterbens in phosphorfreien Seewassermischungen, scheinen mir die folgenden Versuche mit ausgewachsenen Polycladen zu sein.

Am 30./12. 1896 2 35 p. m. brachte ich je ein Exemplar von *Stylochus neapolitanus* in eine CaCO_3 -freie Mischung ohne Phosphor und in eine solche mit CaHPO_4 . Die Flüssigkeitsmenge war natürlich in beiden Versuchsgefäßen vollkommen gleich, damit dem einen Thiere keine größere Sauerstoffmenge als dem anderen zu Gebote stand. Vor der Überführung waren die Thiere auf Fließpapier gebracht worden, um das anhaftende Seewasser abzusaugen und damit die Versuchsfüssigkeiten nicht zu verunreinigen. Das Resultat des Versuches war, dass das Thier in der phosphorfreien Lösung bereits am 1./1. 1897 Morgens todt und vollkommen desorganisirt war, während das andere am 22./1. 1897 4 p. m. noch am Leben war und sicherlich noch länger weiter gelebt hätte, wenn der Versuch fortgesetzt worden wäre.

Auf diesen ersten Versuch ist selbstverständlich noch nichts zu geben, da er nur mit einem Thiere angestellt wurde, er wurde aber trotzdem durch die folgenden bestätigt.

Am 16./1. 1897 3 p. m. wurden je drei Exemplare von *Discoceolis tigrina*, einem viel hinfalligeren Thiere als *Stylochus*, in zwei Mischungen mit und ohne Phosphor gebracht, welche außerdem alle anderen Salze, also auch CaCO_3 , enthielten. Bereits am 17. Morgens waren die Exemplare in der phosphorfreien Lösung todt und desorganisirt, während die anderen noch lebten und erst am 20. abstarben. Hierbei sei noch bemerkt, dass ganz besonders darauf geachtet wurde, dass die kräftigeren und beim Fangen unverletzt gebliebenen Thiere in die Mischung ohne Phosphor gebracht wurden.

Eine dritte Parallelkultur wurde am 21./4. 1897 6 $\frac{1}{2}$ p. m. mit je fünf Exemplaren von *Thysanozoon Brocchii* angesetzt. Die verwendeten Versuchsmischungen enthielten sonst alle nothwendigen Salze, und zur phosphorhaltigen war der phosphorsaure Kalk als $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zugesetzt worden. Am 22./4. 4 p. m. waren die Thiere in beiden Mischungen noch am Leben. Dasselbe war am 23./4. der Fall, doch sahen die Thiere in dem phosphorfreien Meerwasser bereits schlechter aus. Am 24./4. 3 $\frac{1}{2}$ p. m. waren vier davon todt und zwei sogar bereits ganz aufgelöst, nur eines konnte sich noch kontrahiren, obwohl es auch bereits der Auflösung nahe war. Am 25./4. 9 a. m. war letztere bei allen Exemplaren in der Mischung ohne

Phosphor vollendet, während in der anderen Kultur noch alle Thiere lebten und auch noch am 30./4. Nachmittags am Leben waren. Erst am 1./5. 10 a. m. war ein Exemplar todt, und diesem folgten dann am 2./5. die übrigen vier nach.

Die Anwesenheit von phosphorsaurem Kalk im umgebenden Medium bildet also auch eine nothwendige Existenzbedingung für ausgewachsene Polycladen.

Dass dieser Satz endlich auch für ausgewachsene Exemplare von *Amphioxus lanceolatus* Geltung hat, darauf deutet ein Versuch vom 22./1. 1897 4 $\frac{1}{2}$ p. m. hin. Die dazu verwendeten Versuchsmischungen waren mit den gewöhnlichen Salzen zubereitet worden und enthielten sonst alle nothwendigen Bestandtheile. Der phosphorsaure Kalk war als CaHPO_4 zugefügt worden. Bereits am 23./1. 9 a. m. waren die drei Thiere — so viel waren in jedes Gefäß gebracht worden — in der phosphorfreien Mischung matter als in der anderen. Am 24./1. 10 $\frac{1}{2}$ a. m. waren zwei von ihnen todt und nur eines reagierte noch schwach beim Kneifen mit der Pincette. Am 25./1. waren endlich alle drei todt und vollkommen desorganisirt. Die drei Thiere im phosphorhaltigen Wasser waren dagegen an demselben Tage noch vollkommen munter und blieben es auch noch in der Folgezeit. Selbst am 1./3., als die Kultur endgültig abgebrochen wurde, waren die drei Thiere noch am Leben, obgleich sie während der ganzen Zeit keine Nahrung zu sich genommen hatten. Das Resultat lässt also an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Nicht so deutlich waren dagegen verschiedene Versuche, welche ich im April 1897 mit Mischungen anstellte, welche mit den garantirt reinen Salzen von MERCK zubereitet worden waren. Mit diesen stellte sich zwar auch die Förderlichkeit des phosphorsauren Kalkes für die Erhaltung des Lebens von *Amphioxus* heraus, da die Thiere in der Mischung ohne Phosphor rascher matt wurden und desorganisirten als in der anderen mit Phosphor, es gelang mir jedoch nie, sie in der letzteren so lange am Leben zu erhalten, wie früher, da die Thiere der phosphorhaltigen Mischung die anderen nur um 1 oder 2 Tage überlebten. Ob dies an der vorgeschritteneren, wärmeren Jahreszeit lag, oder auf eine andere Ursache zurückzuführen ist, mag dahingestellt bleiben.

Ich will die Schilderung meiner Versuche mit einer kurzen Besprechung der Resultate abschließen, welche ich bei Experimenten mit kopflosen Stammstückchen von *Tubularia mesembryanthemum* erhielt, zumal dieselben geeignet sind, vor einer Verallgemeinerung

der oben gewonnenen Ergebnisse zu warnen. Die Stammstückchen reparirten nämlich ihre Köpfchen sowohl in der phosphorhaltigen wie in der phosphorfreen Mischung, und auch im späteren Verhalten der Thiere konnte kein wesentlicher Unterschied zwischen den Kulturen konstatiert werden. Hierbei ist noch besonders zu betonen, dass die Stämmchen vor der definitiven Überführung in die Versuchsmischung ohne Phosphor mit einer großen Quantität dieser Lösung abgespült worden waren.

Die Anwesenheit von phosphorsaurem Kalk im umgebenden Medium ist also für die Reparation der Köpfchen von *Tubularia* nicht nothwendig, womit natürlich nicht gesagt ist, dass diese Polypen dieses Salzes überhaupt nicht bedürfen, da sie sehr wohl eine genügende Quantität davon enthalten können.

2. Die Unentbehrlichkeit des Schwefels.

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

Der Schwefel kommt bekanntlich im Meerwasser als Schwefelsäure vor, die neben Chlor und Natrium den Hauptbestandtheil der im Meer enthaltenen Stoffe ausmacht und nach den Angaben der Analysen an Magnesium und Calcium gebunden ist. Wollen wir also die Unentbehrlichkeit des Schwefels einer Prüfung unterziehen, so müssen wir die Sulfate dieser beiden Salze aus unseren künstlichen Meerwassergemischen fortlassen. Die Reduktion des Salzgehaltes um 0,36 %, welche durch den Fortfall der beiden schwefelsauren Salze herbeigeführt wird, hat auf das Resultat mit Sicherheit keinen Einfluss, da man durch Zusatz von Süßwasser das Meerwasser bis zu einem entsprechenden Grade verdünnen kann, ohne eine auffallende Entwicklungsstörung dadurch hervorzurufen. Außerdem habe ich auch den Vorwurf, es könne die mangelhafte Entwicklung in dem schwefelfreien Medium einfach an einem zu geringen Salzgehalt, aber gar nicht an dem Fehlen der Schwefelsäure liegen, dadurch paralsirt, dass ich an Stelle der beiden schwefelsauren Salze ein entsprechendes Quantum Chlornatrium setzte. Auf diese Weise ist es mir gelungen, die Unentbehrlichkeit des Schwefels ebenso deutlich wie jene des Phosphors nachzuweisen. Dies zeigen unter anderen folgende Kulturen:

Am 7. Mai 1896 wurden befruchtete Eier von *Sphaerechinus* und *Echinus* in folgende künstliche Seewassermischungen gebracht:

- 1) a. 3% NaCl; 0,07% KCl; 0,5% $MgCl_2$ (an Stelle von 0,32%, da das Salz nass war); $CaHPO_4$ und $CaCO_3$. Wir wollen diese Mischung mit 1 bezeichnen.
- b. 1 + 0,16% NaCl (ungefähr äquimolekularer Ersatz für 0,26% $MgSO_4$ und 0,1 $CaSO_4$).
- 2) 1 + 0,26% $MgSO_4$ + 0,1% $CaSO_4$.

Von diesen drei Kulturen können wir 1 b bei der weiteren Besprechung deshalb außer Acht lassen, weil sich die Eier in ihr keineswegs besser und weiter entwickelten als in Kultur a, deren Larven sogar etwas besser aussahen und diejenigen in b ein wenig an Größe übertrafen, weil sie sich in einem Medium von geringerem osmotischen Druck entwickelt hatten. Die Kultur wurde nur deswegen angestellt, um auch auf diese Weise dem Einwande zu begegnen, dass der gestörte Entwicklungsgang von 1 a nicht von dem Fehlen der schwefelsauren Salze, sondern von dem Fehlen von Salz überhaupt herrührt.

Wir wollen nun an der Hand unseres Versuchsprotokolles das Schicksal von Kultur 1 a und 2 verfolgen, uns aber dabei zunächst nur an die Eier von *Sphaerechinus* halten.

Am 8. Mai Morgens befanden sich in 1 a ausgebildete Blastulae mit normaler vacuoliger Wandung. Dasselbe war in Kultur 2 der Fall, welche im Ganzen wohl einen etwas besseren Eindruck machte und sich von der Kontrolle in natürlichem Seewasser nicht unterschied. In den Versuchskulturen war übrigens nachträglich noch etwas überschüssiges Calciumcarbonat ausgefallen, das aber den Ablauf der Entwicklung in nicht nennenswerther Weise beeinflusste. Aber selbst wenn dieser Einfluss bedeutender gewesen wäre, hätte er einer Vergleichung der Kulturen mit und ohne Schwefel nicht im Wege gestanden, da der Niederschlag in beiden vorhanden und somit die Gleichheit der Bedingungen durch ihn nicht alteriert worden war.

Am darauffolgenden Morgen befanden sich in 1 a schöne, große freischwimmende Larven von normalem Aussehen, aber nur mit kurzem Urdarm, ja bisweilen sogar ohne jede Urdarmeinsenkung. Kalknadeln waren noch bei keiner Larve zu sehen. Im Gegensatz hierzu befanden sich in der Kultur mit S schöne, große normale Gastrulae mit ausgebildetem Archenteron. Kalknadeln waren freilich auch erst bei manchen vorhanden, bei den anderen waren aber wenigstens die Kalkbildner bereits regelmäßig in Form von Dreistrahlern angeordnet. Die Kontrolllarven im natürlichen

Seewasser zeichneten sich vor denen unserer Kultur 2 nur durch die bereits weiter ausgebildeten Dreistrahler aus, ein Unterschied, der gegenüber jenem zwischen den beiden Versuchskulturen gar nicht in Betracht kommt.

Diese Differenz in der morphologischen Ausbildung war am 10. Mai zwischen den Larven im schwefelfreien und jenen im schwefelhaltigen Medium noch viel frappanter. Im letzteren befanden sich die Larven nämlich auf dem Anfangsstadium der Plutusbildung, d. h. sie besaßen einen Darm mit bereits angedeuteter Dreigliederung, kurze von Gitterstäben gestützte Fortsätze, Mundfeld und Wimperring und zum Theil bereits die definitive Mundöffnung. Im natürlichen Seewasser standen die Larven ungefähr auf derselben Stufe. Ganz anders verhielt sich dagegen die schwefelfreie Kultur. Hier war zwar auch seit dem 9. Mai ein gewisser Fortschritt zu bemerken, aber über die Gastrula hinaus hatte es doch keine Larve gebracht; ja es war sogar das Gegentheil der Fall, denn obwohl der Urdarm bei einer bedeutenden Anzahl eine ziemliche Länge erreicht hatte, ja bis an die dem Urmund gegenüberliegende Wandung reichen konnte, war er doch auch bei manchen rudimentär geblieben. Die morphologische Ausbildung der Larven ist also durch den Schwefelmangel in ganz auffallender Weise gehemmt worden.

Bei einer genauen Betrachtung der Larven in unserer ersten Kultur wird man nun aber bemerken, dass diese hochgradige Entwicklungshemmung nicht einmal das einzige Charakteristikum der schwefelfreien Kultur ist. Es stellt sich nämlich hierbei heraus, dass selbst die Larven mit langem Urdarm doch nicht ganz den Larven von gleicher Ausbildungsstufe im schwefelhaltigen Medium gleichen. Dies äußert sich zunächst in der verschiedenen Dicke des Urdarmes, die bei den Larven ohne Schwefel bedeutender ist als bei denen mit Schwefel, was namentlich bei den kurzen Därmen deutlich hervortritt. Sodann ist die innere und äußere Begrenzung des Urdarmes in der Mischung ohne Schwefel weniger scharf und das Aussehen der Entodermzellen ein ganz anderes. Bei den normalen Gastrulis von *Sphaerechinus* sind dieselben nämlich hell und glänzend, bei denen ohne Schwefel dagegen weit dunkler, von gelblich-bräunlichem Aussehen und körnigem Protoplasma. Ferner haben die Kalkbildner bei den Thieren ohne Schwefel nicht die vollkommen typische Lage an der Körperwand rechts und links in ziemlicher Entfernung vom Urdarme, sondern liegen dem letzteren in der Nähe

des Urmundes dicht an und lassen dabei bisweilen zwei einigermaßen deutliche seitliche Anhäufungen erkennen, in denen man nur sehr selten die Anlage minimaler Dreistrahler beobachten kann.

Am vierten Tage, an dem sowohl in der Kontrolle mit natürlichem Seewasser wie in der Mischung mit CaSO_4 und MgSO_4 bereits fertige Plutei sich befanden, war an den Archentera der Larven in der schwefelsäurefreien Kultur keine Weiterentwicklung zu bemerken. Die Entwicklungshemmung war also zu einer förmlichen Unterdrückung jeder weiteren Organausbildung geworden. Nur die kleinen Dreistrahler, übrigens bisweilen auch mehr als zwei, hatten sich weiter entwickelt, gaben aber auch an den folgenden Tagen keinem normalen Skelet, sondern höchstens nur einem unregelmäßigen Gewirr von Kalkstäben den Ursprung, die ganz im Gegensatz zum normalen Verhalten meist mehr oder weniger dicht dem Urdarm anlagen.

Am fünften Tage begannen die Larven in der Mischung ohne Sulfate zu degenerieren, ohne dass sie das Entwicklungsstadium, das sie am dritten Tage erreicht hatten, in ihrer inneren Ausbildung (vom Skelet abgesehen!) überschritten hätten. In der Kultur mit MgSO_4 und CaSO_4 fanden sich dagegen an diesem Tage noch sehr viele Larven von typischer Pluteusorganisation vor, deren Skelet höchstens einzelne Anomalien zeigte, was wegen der Primitivität der Herstellung der CaCO_3 -Lösung und des nachträglichen Niederschlages von etwas Calciumcarbonat nicht zu verwundern ist.

Die Kulturen mit Eiern von *Echinus microtuberculatus* ergaben ungefähr das gleiche Resultat. Auch hier können wir den Versuch 1 b mit Zusatz von NaCl an Stelle der fehlenden Sulfate außer Acht lassen, da sich derselbe von 1 a in keiner Weise unterschied. Wie bei den Eiern von *Sphaerechinus* machte sich auch bei denen von *Echinus* die große Differenz zwischen den Kulturen mit und ohne Schwefel am zweiten Tage nach Beginn des Versuches in auffallender Weise bemerkbar. Während nämlich die Larven in der Mischung mit den schwefelsauren Salzen bereits das Anfangsstadium der Pluteusbildung erreicht hatten und sich von den Larven der Kontrolle im natürlichen Seewasser nicht unterschieden, fanden sich in der schwefelfreien Kultur erst Gastrulae vor, die aber ebenso wie jene von *Sphaerechinus* nicht ganz normal beschaffen waren.

Am dritten Tage waren die Larven in Kultur 2 und in der Kontrolle zu vollkommen ausgebildeten normalen Pluteis geworden,

die Gastrulae in der Kultur ohne Schwefel hatten sich dagegen nur wenig verändert. Der Urdarm war entweder mehr oder weniger kurz geblieben oder reichte bis an die gegenüberliegende Körperwandung. Aber selbst in den letzteren Fällen glich er nicht vollkommen einem normalen Archenteron, er hatte einen unregelmäßigen Verlauf, indem er mehr als normal der späteren Mundfeldseite angeschmiegt war, und wie bei den *Sphaerechinus*-Larven ohne Schwefel ein mehr ins Gelbliche gehendes Aussehen. Kalknadelchen, welche am zweiten Tage noch ganz fehlten, waren häufig zu sehen. Dieselben hatten sich am vierten Tage zu einem wüst verschlungenen Gewirr von Kalkstäben entwickelt, das, wie die Fig. 5 zeigt, meist den Urdarm mehr oder weniger dicht umgab und nur hier und da eine Lage inne hatte, welche wie in Fig. 6 an die normale erinnerte. In der Ausbildung des Kalkgerüstes selbst ist aber auch in diesem Falle nichts vom Typus des normalen Pluteus-skelettes zu sehen.

Im Gegensatz zu den schwefelfreien Kulturen von *Sphaerechinus* zeigten die von *Echinus* am vierten Tage in so fern ein etwas abweichendes Verhalten, als der Urdarm der Gastrulae hier und da einen gewissen Ansatz zur Gliederung aufwies, wie die Fig. 5 und 6 erkennen lassen. Zur Bildung eines vollkommenen Pluteusdarmes mit Mundöffnung, Vorder-, Mittel- und Enddarm kam es aber auch hier nie.

Ein anderer geringfügiger Unterschied zwischen *Sphaerechinus* und *Echinus* im schwefelfreien Wasser machte sich bereits am zweiten Tage geltend; er bestand in einer hypertrophischen Entwicklung des Wimperschopfes am animalen Pole (Fig. 5). Wie man an den Abbildungen, namentlich an Fig. 5 und den aus anderen schwefelfreien Kulturen stammenden Larven 7—10 ersieht, bestand diese hypertrophische Ausbildung des animalen Wimperschopfes nicht in rüssel- oder knopfartigen Auswüchsen, wie sie in CaCO_3 -freien Kulturen namentlich bei *Sphaerechinus* zur Entwicklung kommen, sondern in unregelmäßigen, polsterförmigen Verdickungen der Körperwand.

Die Kulturen von *Sphaerechinus* und *Echinus*, welche wir als Beispiele für die Entwicklungsart ohne Schwefel angeführt haben, zeichneten sich von anderen Zuchten, die zum gleichen Zwecke angestellt worden waren, dadurch aus, dass sie einen bedeutenden Überschuss an CaCO_3 aufwiesen. Dies gab sich daran zu erkennen, dass am Tage nach dem Beginn des Versuches in allen Gefäßen ein nachträglicher Niederschlag entstanden war, der den Larven jedoch keinen Schaden that; ja er war im Gegentheil denselben in so fern

von Nutzen, als der Überschuss an gelöstem kohlensauren Kalk auch den Larven in der schwefelfreien Mischung die Bildung eines rudimentären Kalkgerüstes, allerdings von ganz abnormen Formen erlaubte. In schwefelfreien Kulturen, welche einen derartigen Überschuss von CaCO_3 nicht enthielten und in Folge dessen auch nach längerem Stehen nicht durch einen nachträglichen Niederschlag getrübt wurden, blieb die Kalkabscheidung meist überhaupt aus oder es wurde in ganz seltenen Fällen höchstens ein minimales Nadelchen abgelagert, wie z. B. in Fig. 9. Derartige schwefelfreie Mischungen enthielten aber trotzdem eine zur Gerüstbildung genügende Menge an kohlensaurem Kalk, was sich daraus ergibt, dass sich in ihnen nach Zusatz von Magnesium- und Calciumsulfat vollkommen typische Plutei mit ausgebildetem Skelet züchten lassen.

Zu den schwefelfreien Kulturen, welche wir oben als Beispiele aufgeführt haben, wurden die gewöhnlichen MERCK'schen Salze genommen. Um nun zu sehen, ob die Entwicklung eventuell noch früher unterdrückt wird, wenn man zur Herstellung der schwefelfreien Mischung die garantirt chemisch-reinen Salze der gleichen Firma verwendet, wurden auch Versuche mit diesen Substanzen angestellt, ohne dass freilich das Resultat ein anderes gewesen wäre. Die Fig. 9—11 stellen drei der besten Larven aus einer *Echinus*-Kultur ohne Schwefel vom 9. Februar 1897 vor. Zwei davon weisen eine schwache Andeutung der Darmgliederung auf, bei der dritten (Fig. 11) aber ist der Urdarm kurz geblieben. An dieser letzteren sieht man schon, wie die Kalkbildner nicht an die Körperwand gewandert sind und sich dort an bestimmten Stellen regelmäßig angeordnet haben, sondern wie sie am Urdarm liegen geblieben sind und denselben in einer gewissen Entfernung vom Urmund gürtelartig umgeben. Auch die hypertrophische Entwicklung des Wimpereschopfes, welche für *Echinus*-Zuchten ohne Schwefel charakteristisch ist, fällt an den Fig. 9 und 10, namentlich an Fig. 9 auf, wo seine Neigung, warzenartige Auswüchse zu bilden, deutlich hervortritt. Zu einer Weiterentwicklung der Larven kam es in der schwefelfreien Mischung in keinem einzigen Falle; es trat im Gegentheil sehr bald eine vollständige Degeneration ein, die im Zusammenschrumpfen des Urdarmes, im Abschnüren von wimpernden Gewebstheilen und in unregelmäßigen blasigen, dünnwandigen Auftreibungen der Körperwand sich äußerte. In derselben Mischung mit nachträglichem Zusatz von MgSO_4 und CaSO_4 entwickelten sich dagegen vollkommen normale, ausgebildete Plutei. In Fig. 12 ist ein Pluteus aus einer

schwefelfreien Mischung mit nachträglichem Zusatz von MgSO_4 und CaSO_4 dargestellt. Der Unterschied zwischen ihm und den in den Fig. 5—11 dargestellten Larven aus Zuchten ohne Schwefel ist derartig frappant, dass die Unentbehrlichkeit der schwefelsauren Salze für die normale Entwicklung der Echinidenlarven außer Zweifel steht. Hierbei ist noch zu beachten, dass immer nur die gestündesten und am weitesten entwickelten Larven der schwefelfreien Kulturen zur Darstellung kamen, und dass man das von der Norm abweichende, kränkliche Aussehen der Gewebe sehr schlecht figürlich wiedergeben kann.

Wir hatten zu unseren Kulturen mit Schwefel alle beide Sulfate verwendet, welche nach den Analysen im Meerwasser vorkommen; ist es nun aber wirklich nöthig, dass man zur künstlichen Mischung sowohl Calciumsulfat wie Magnesiumsulfat zusetzt, oder genügt eines dieser beiden Salze?

Hierüber geben folgende beide Versuche Aufschluss:

Zu gleicher Zeit mit den oben als Beispiele angeführten Kulturen hatten wir am 7. Mai 1896 auch eine schwefelhaltige Mischung bereitet, welche nicht beide Sulfate, sondern nur Magnesiumsulfat (0,26 %) enthielt. In dieser Lösung entwickelten sich nun sowohl die Eier von *Sphaerechinus* wie die von *Echinus* ganz so wie in jener Kultur mit $\text{MgSO}_4 + \text{CaSO}_4$, d. h. sie wurden zu ausgebildeten Pluteis. Hiernach ist also das schwefelsaure Magnesium auch allein im Stande, den Schwefelbedarf der Seeigellarven zu decken. Wir müssen jedoch die Gültigkeit dieses Satzes ein wenig einschränken. Die Mischung, an der wir das Resultat gewonnen haben, besaß nämlich einen Überschuss an kohlensaurem Kalk, was daraus hervorgeht, dass ein Theil davon nachträglich in den Versuchsgefäßen ausfiel. Dieser Überschuss an gelöstem Calciumcarbonat ist nun aber für das Endresultat des Versuchs von großer Bedeutung. Denn züchten wir Eier von *Sphaerechinus* in einer MgSO_4 -haltigen, aber CaSO_4 -freien Mischung, welche längere Zeit gestanden hat und in der trotz der langen Berührung mit Luft kein nachträglicher Niederschlag entstanden ist, so erhalten wir Larven, welche sich allerdings in hohem Grade von solchen aus schwefelfreier Mischung unterscheiden, da sie typische innere Pluteusorganisation besitzen, welche aber äußerlich von ausgebildeten Pluteis bedeutend abweichen, da sie nur rudimentäre Kalknadeln und als Folge davon nur stummelförmige oder gar keine Fortsätze und keinen typischen kantigen Scheiteltheil besitzen. In Fig. 14 habe ich eine Larve aus einer

MgSO₄-haltigen, aber CaSO₄-freien Mischung wiedergegeben und zum Vergleich dazu einen normalen Pluteus aus derselben Lösung mit nachträglichem CaSO₄-Zusatz gezeichnet (Fig. 15). Der Unterschied ist augenfällig, obgleich in dem zur Illustration gewählten Falle in der CaSO₄-freien Kultur das Skelet weiter entwickelt war als in anderen Zuchten mit ganz derselben Lösung. Auch die Eier von *Echinus* entwickeln sich in einer CaSO₄-freien Mischung ohne CaCO₃-Überschuss nur zu Larven von innerer Pluteusorganisation, dagegen nicht zu vollkommen ausgebildeten Pluteis mit langen Fortsätzen. Die in Fig. 13 dargestellte Larve stammt aus einer solchen Kultur ohne CaSO₄ und weist nur eine ganz rudimentäre Kalkgerüstanlage auf, während der normale *Echinus*-Pluteus (Fig. 12) in einer schwefelfreien Mischung mit nachträglichem MgSO₄- und CaSO₄-Zusatz aufgewachsen ist. So groß wie zwischen den beiden Fig. 12 und 13 war zwar der Unterschied zwischen den Larven aus Mischungen mit und ohne CaSO₄ in anderen Fällen nicht, vorhanden war er jedoch immer.

Enthält also eine schwefelfreie Mischung nur so viel kohlensauren Kalk, als sie auch nach längerem Stehen und öfterem Filtriren in Lösung halten kann, so genügt ein Zusatz von 0,26% MgSO₄ zwar, um die Ausbildung einer typischen inneren Pluteusorganisation zu erlauben, zur Herstellung eines vollkommenen Pluteusgerüstes reicht das Gemisch jedoch nicht aus.

Ein etwas anderes Resultat lieferten die Versuche mit Mischungen, in denen die Sulfate allein durch 0,1% CaSO₄ vertreten waren. In denselben bekamen die Larven nämlich auch eine typische innere Pluteusorganisation, außerdem aber wurde das Skelet ganz bedeutend weiter ausgebildet als in jenen Mischungen, welche kein Calciumsulfat, sondern nur schwefelsaures Magnesium enthielten: und zwar war es hierbei ganz gleich, ob die Lösung einen Überschuss an kohlensaurem Kalk enthielt oder nur so viel, wie sie auch nach monatelangem Stehen zurückzuhalten im Stande war. Kulturen von *Echinus*, von denen die eine nur 0,1% CaSO₄, die andere dagegen 0,1% CaSO₄ + 0,26% MgSO₄ enthielt, ergaben auch, nachdem die Mischungen drei Monate lang mit Luft darüber stehen geblieben waren, keinen wahrnehmbaren Unterschied in Bezug auf die Ausbildung des Skelettes, da in beiden ausgebildete normale Plutei mit schönen langen Fortsätzen entstanden. Auch in den *Sphaerechinus*-Zuchten, zu denen von den Sulfaten nur CaSO₄ verwendet worden war, entwickelten sich Plutei mit Fortsätzen, doch

erreichten letztere nicht die Länge, welche sie in Mischungen mit beiden Sulfaten erlangen.

Hieraus ergibt sich der Schluss, dass der Gehalt des Seewassers an Sulfaten großen Schwankungen unterworfen sein kann, ohne dass dadurch die normale Entwicklung der Seeigellarven — wenigstens bis zum Pluteusstadium — alterirt würde, da ja selbst eine so geringe Menge, wie 0,1% CaSO_4 , die nothwendige Quantität Schwefel resp. gebundene Schwefelsäure zu liefern vermag.

Sodann geht aus den mitgetheilten Experimentalresultaten hervor, dass die rudimentäre Skeletanlage in Mischungen, die nur 0,26% MgSO_4 enthalten, nicht am Schwefelsäuremangel liegt, da die Larven in Zuchten mit nur 0,1% CaSO_4 ein Pluteusskelet erhalten, sondern auf das Fehlen von Kalk zurückzuführen ist. In dem Abschnitt über »die Förderlichkeit des Calciumsulfates als Calciumverbindung« werden wir hierauf zurückzukommen haben.

Lassen wir endlich die Ausbildung des Skelettes bei Seite und beachten nur die Thatsache, dass sowohl in Mischungen mit nur 0,26% MgSO_4 als auch in solchen mit nur 0,1% CaSO_4 Larven von innerer Pluteusorganisation entstehen, so könnte man außerdem zu dem Schlusse geneigt sein, dass die Larven in dem Falle, wo nur MgSO_4 zugesetzt worden ist, ihr Schwefelbedürfnis durch Aufnahme dieses Salzes, in jenem aber, wo man nur CaSO_4 zur Mischung verwendet hat, durch dieses letztere befriedigen, oder mit anderen Worten gesagt, dass es für die Processe im Inneren des Organismus vollkommen gleichgültig ist, ob die Schwefelsäure an dieses oder jenes Metall gebunden ist. Bedenken wir nun aber, dass auch dann, wenn wir nur CaSO_4 zusetzen, doch Magnesium in Folge des Zusatzes von MgCl_2 in der Lösung vorhanden ist, so ist die Möglichkeit zuzugeben, dass in beiden Fällen, mögen wir Magnesium- oder Calciumsulfat allein zur Mischung verwenden, doch immer nur ein und dasselbe Salz, nämlich schwefelsaures Magnesium, zum Aufbau der Organe verwendet werden könnte, da die Bildung des letzteren in dem Falle, wo nur CaSO_4 zugesetzt worden ist, wegen des Vorhandenseins von MgCl_2 nicht ausgeschlossen ist. Wir werden im dritten Theile eingehender mit diesem Raisonnement zu rechnen haben.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Dieselben Beweggründe, welche mich oben dazu bewogen, die Unentbehrlichkeit des Calciumphosphates auch für spätere Entwicklungsstadien einer experimentellen Prüfung zu unterziehen, waren auch die Veranlassung, den Einfluss von schwefelfreiem und schwefelhaltigem künstlichem Seewasser auf Blastulae, Gastrulae und Plutei festzustellen, welche in natürlichem Meerwasser gezogen worden waren.

Die schwefelfreie Mischung, welche ich zu den Versuchen verwendete, hatte folgende Zusammensetzung: 3% NaCl, 0,07% KCl; 0,5% $MgCl_2$, $Ca_3P_2O_8$ (so viel sich löste) und $CaCO_3$ (so viel nach Durchleiten von CO_2 nach längerem Stehen in Lösung blieb)¹⁾.

Die Kontrollkulturen mit Schwefel wurden nun nicht einfach so aus der schwefelfreien Mischung hergestellt, dass nachträglich 0,1% $CaSO_4$ und 0,26% $MgSO_4$ zugefügt wurden, sondern es wurde die Mischung zunächst mit 10% Süßwasser verdünnt und dann erst $CaSO_4$ und $MgSO_4$ zugesetzt. Beide Mischungen ohne und mit Schwefel besaßen in Folge dessen ungefähr denselben Salzgehalt, und es war somit der Einwand vollkommen ausgeschlossen, dass die bessere Entwicklung der Kulturen mit Schwefel gar nicht an dem Vorhandensein von Sulfaten, sondern einfach an der größeren Salzmenge liegen könne. Zur Verdünnung verwandte ich Wasserleitungswasser und zwar desswegen, weil durch Zufügen von Aqua destillata der Gehalt an dem so wichtigen phosphorsauren Kalk vermindert worden wäre.

Die Versuche mit *Sphaerechinus*-Larven sollen den Anfang machen. Am 16./1. 1897 6 $\frac{1}{4}$ p. m. brachte ich freischwimmende Blastulae in die beiden Mischungen ohne und mit Schwefel.

Bereits am folgenden Tage war ein Unterschied zwischen beiden zu konstatiren. Der Gastrulationsprocess war nämlich zwar in beiden Kulturen im Gange, die Larven in der schwefelfreien besaßen jedoch erst einen kurzen Urdarm, während derselbe sich in der Zucht mit Sulfaten meist bereits durch das ganze Blastocöl hindurch erstreckte. Also auch hier ganz wie in den schwefelfreien Zuchten mit ungeführten Eiern eine Hemmung der Urdarmbildung!

Am 19. hatten die Larven in der Kultur ohne die Sulfate den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Sie hatten es zu etwas

¹⁾ NaCl, KCl, $Ca_3P_2O_8$ und $CaCO_3$ waren »garantirt chemisch-rein«; $MgCl_2$ war das gewöhnliche MERCK'sche Präparat. Es war feucht; desshalb wurden 0,5% zur Lösung verwendet.

krüppeligen Gastrulis gebracht, deren Quermesser größer als der Längsmesser war und deren Urdarm bis unter den Wimperschopf reichte und der künftigen Mundseite bisweilen auffallend dicht angeschmiegt war. Die Wand des Urdarmes war dicker und seine Länge kürzer als normal. Kalknadeln waren von den Larven nicht abgeschieden worden. Im großen Gegensatz hierzu stand die Kultur mit Schwefel. Hier waren bereits Larven mit Wimperring und vollständigem Darmtractus vorhanden, der einen definitiven Mund besaß und eine Andeutung der Dreigliederung aufwies. Das Kalkgerüst war in der Entwicklung etwas zurückgeblieben; es wurde erst durch kleine Dreistrahler repräsentirt.

An den darauffolgenden Tagen degenerirten die Larven in der schwefelfreien Mischung allmählich, während sie sich in der mit Schwefel weiter ausbildeten. Die Folge davon war, dass sich am 23./1. 2³/₄ p. m. in der ersteren nur noch einige ganz trübe und zusammengeschrumpfte Larven voranden, während in der zweiten Plutei vorhanden waren, die allerdings nur z. Th. kurze Fortsätze aufwiesen. Trotz dieser etwas mangelhaften Skeletentwicklung in der schwefelhaltigen Zucht ist das Resultat entscheidend zu nennen.

Ebenso unzweideutig stellte sich die Nothwendigkeit der Sulfate für die normale Weiterentwicklung der Gastrulae heraus. Am 16./1. 1897 6¹/₄ p. m. wurden die Larven in die beiden Mischungen gebracht. Sie besaßen einen Urdarm, der bei den meisten bereits bis an die dem Blastoporus gegenüberliegende Seite der Körperwand reichte, nur bei einigen dagegen noch nicht so lang war. Auch kleine Dreistrahler waren bei einem Theil der Larven bereits vorhanden.

Bereits am folgenden Tage war ein Unterschied zwischen den beiden Kulturen vorhanden. Derselbe wurde an den folgenden Tagen noch ausgeprägter, so dass sich am 19./1. Vormittags folgendes Bild darbot: von den Larven in der sulfatfreien Mischung besaßen zwar viele (nicht alle!) eine Mundöffnung, der Darm aber wies höchstens eine ganz schwache Andeutung einer Gliederung auf, da er auch in den Fällen, wo der definitive Mund gebildet war, häufig jeder Spur einer Gliederung entbehrte. Die Anfänge der Gerüstbildung in Form von Dreistrahlern waren wohl fast stets vorhanden, oft aber noch recht klein. Die Kultur mit Schwefel stand hierzu in einem geradezu frappanten Gegensatz! In ihr waren schöne normale Plutei vorhanden, die den Höhepunkt ihrer Ausbildung jedoch noch nicht ganz erreicht hatten.

Dies trat an den folgenden Tagen ein, während die Larven in der Mischung ohne Schwefel ungefähr auf derselben Stufe der Ausbildung blieben, die sie am 19. erreicht hatten. Am 21. Vormittags fanden sich nämlich in der Zucht Larven vor, deren allgemeines Charakteristikum Kränklichkeit war. Der Darm sah krüppelig aus, war dünn und ließ nur bisweilen eine geringfügige Andeutung von Gliederung erkennen. Der Mund war da, wo er überhaupt vorhanden war, krüppelig und eng geblieben; nie war es zur Bildung einer weiten normalen Mundhöhle gekommen. Der Wimperring war zwar häufig angelegt, aber schwach entwickelt und die Dreistrahler waren klein wie zuvor. An den darauffolgenden Tagen degenerierten die Larven in der Zucht ohne Sulfate allmählich, während in der anderen die Plutei, welche z. Th. recht schöne, lange Fortsätze besaßen, noch längere Zeit am Leben blieben.

Am 17./1. 1897 5¼ p. m. wurde eine sulfatfreie und eine sulfathaltige Zucht mit Larven angesetzt, welche bei der Ummodelung in Plutei begriffen waren, d. h. welche noch keinen Mund, aber abgeflachte Mundseite und Anlage der Armstützen und Scheitelbalken aufwiesen. Die Entwicklung ging in beiden Mischungen weiter, jedoch in der sulfathaltigen rascher als in der sulfatfreien, in welcher sie außerdem eher zum Stillstand kam, so dass normale Plutei in ihr nicht entstanden. Die Larven hatten in ihr den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht, als sie einen Darm erhalten hatten, der die definitive Mundöffnung besaß, eine sehr schwache Andeutung von Gliederung in drei Abschnitte erkennen ließ und im Übrigen überhaupt nicht sonderlich gesund aussah. Das Skelet hatte sich bei diesen Larven ebenfalls etwas weiter entwickelt, blieb jedoch überall rudimentär, so dass nur bei manchen der Scheiteltheil kantig war und von den Fortsätzen höchstens ganz kleine Ansätze vorhanden waren. Am 21./1. waren von diesen Larven, die wir am besten als kränkelige Larven von unvollkommener Pluteusorganisation, aber mit rudimentärem Skelet und ohne Fortsätze bezeichnen können, bereits die meisten tot und zerfallen und nur einige noch am Leben, während sich in der sulfathaltigen Zucht typische normale Plutei z. Th. mit langen Fortsätzen vorfanden. Also hat sich auch hier die Unentbehrlichkeit der Sulfate für die normale, vollständige Ausbildung der Larven herausgestellt.

Interessant ist nun, dass selbst junge Plutei mit Mund, schwach angedeuteter Darmgliederung und rudimentären Fortsätzen in der sulfatfreien Mischung nicht zu ausgebildeten typischen Pluteis mit

aufgeblähtem, ausgeprägt gegliedertem Darm und langen Fortsätzen wurden, sondern allmählich degenerirten. Am 18./1. 1897 5 30 p. m. waren die Larven in die Mischung gekommen; am 23. Nachmittags waren die meisten bereits zerfallen und die übrigen in Degeneration begriffen, während in der Zucht mit Schwefel normale Plutei mit aufgeblähtem, ausgeprägt gegliedertem Darm und z. Th. mit sehr langen Fortsätzen und mit vollkommen ausgebildetem normalen Skelet vorhanden waren.

Die Versuche mit *Echinus*-Larven bestätigten die Resultate, welche wir mit den verschiedenen Entwicklungstadien von *Sphaerechinus* gewonnen hatten, vollkommen. Ich will aus ihrer Reihe nur jenen Versuch herausgreifen, welcher am 27./1. 1897 12 m. mit ausgebildeten Pluteis angestellt wurde.

Während der ersten beiden Tage ließ sich zwischen den beiden Kulturen ohne und mit Schwefel kein in die Augen fallender Unterschied konstatiren. Ein solcher war jedoch in ausgesprochenem Maße am 31./1. Nachmittags vorhanden. Jetzt zeigten nämlich die meisten Plutei in der Zucht ohne die Sulfate in mehr oder weniger ausgesprochenem Grade Degenerationserscheinungen, welche im Zusammenschrumpfen der Fortsätze, des Wimperringes und des Darmes bestanden. Auch bei den besten Larven sah der Darm nicht mehr vollkommen normal aus, obwohl er bisweilen noch aufgebläht war. Im Gegensatz hierzu waren die Larven in der schwefelhaltigen Kultur frei von Degenerationserscheinungen und besaßen noch einen gewaltig aufgeblähten Darm, wie er auch bei den besten in der Mischung ohne Schwefel nicht mehr zu finden war. In der letzteren starben die Larven an den darauffolgenden Tagen unter progressiver Degeneration allmählich ab, so dass am 7./2. 12 m. nur noch ganz vereinzelte, in völliger Degeneration begriffene Larven mit zusammengeschrumpftem Wimperring und Darm vorhanden waren, während in der Zucht mit den Sulfaten noch sehr viele Larven mit normalem Darmtractus, dessen Vorderdarm Schluckbewegungen ausführte, am Leben waren. Ja selbst am 15./2. waren in dieser Kultur noch eine ganze Anzahl von Pluteis zu finden, die allerdings nunmehr auch meist in Degeneration begriffen waren, von denen aber auch noch manche einen vollständigen, aufgeblähten Darmtractus aufwiesen. In der Mischung ohne Schwefel war jetzt nicht die Spur von einer Larve mehr zu sehen.

Also auch das Resultat der Versuche mit ausgebildeten Pluteis vollkommen unzweideutig!

Schwefel ist somit nicht nur zur normalen Entwicklung über die Blastula und Gastrula hinaus bis zum Pluteus unentbehrlich, sondern seine Anwesenheit im umgebenden Medium bildet auch eine nothwendige Existenzbedingung für die ausgebildeten Larven. Dies ist das Gesamtergebnis der Versuche dieses Paragraphen.

Aus dem speciellen Verhalten der verschiedenen Larvenstadien in der schwefelfreien Mischung lassen sich aber außerdem noch zwei wichtige Schlüsse ziehen:

Aus der Thatsache, die wir bei *Sphaerechinus* oben feststellen konnten, dass sich Blastulae ohne Mesenchym in einer sulfatfreien Mischung nicht weiter entwickeln als befruchtete Eier, scheint mir nämlich hervorzugehen, dass während der Furchung keine Sulfate aus dem Meerwasser aufgenommen werden, denn sonst müssten sich Blastulae, die in natürlichem Seewasser aufgewachsen sind, in einer Mischung ohne Schwefel weiter entwickeln als befruchtete Eier.

War dagegen das Blastulastadium bereits überschritten, wenn die Larven in die schwefelfreie Mischung gebracht wurden, so wurde ein höherer Grad der Ausbildung erreicht als von Larven, die sich von Anfang an aus befruchteten Eiern in der gleichen Lösung entwickelt hatten. Hieraus dürfte sich als zweiter wichtiger Schluss der Satz ergeben, dass die Seeigelkeime nach Bildung der Blastula Sulfate aus dem umgebenden Medium aufzunehmen beginnen, denn sonst dürften sich Gastrulae in einem schwefelfreien Gemisch nicht weiter entwickeln als befruchtete Eier. Bei *Echinus* erreichten bereits Blastulae mit Mesenchym in Wasser ohne Sulfate ein etwas höheres Entwicklungsstadium, als jene Larven repräsentiren, die sich in der gleichen Lösung aus Eiern entwickelt hatten.

C. Versuche mit Eiern von *Asterias glacialis*.

Den Gültigkeitsbereich der in Abschnitt A und B ermittelten Thatsachen habe ich hier nicht so weit ausdehnen können, wie oben, wo es sich um die Unentbehrlichkeit des phosphorsauren Kalkes handelte. Nur meine Experimente mit Eiern von *Asterias glacialis* sind so weit gediehen, dass sie der Öffentlichkeit übergeben werden können.

Am 28./2. 1896 3³/₄ p. m. brachte ich befruchtete Eier in folgende Mischungen der gewöhnlichen Salze:

Die erste erhielt: 3 % NaCl; CaHPO_4 ; CaCO_3 ; 0,07 % KCl; 0,58 % MgCl_2 .

Die zweite erhielt: 3 % NaCl; CaHPO_4 ; CaCO_3 ; 0,07 % KCl; 0,32 MgCl_2 und ca. 0,1 % CaSO_4 .

Die dritte erhielt: 3 % NaCl; CaHPO_4 ; CaCO_3 ; 0,07 % KCl; 0,32 MgCl_2 ; 0,1 % CaSO_4 und 0,26 % MgSO_4 .

Zu der ersten wurde deshalb mehr Magnesiumchlorid als zu der zweiten genommen, um den Einwand auszuschließen, dass die eventuell mangelhafte Entwicklung in ihr nicht an dem Fehlen der Sulfate, sondern an dem geringeren Salz- spec. Magnesiumgehalt liege. Das Resultat der Versuchsreihe war folgendes:

Am 29. 11 a. m. stellte es sich heraus, dass in der Kultur ohne Schwefel die Furchung zwar vollendet worden war, aber dass es nicht zur Bildung hohler Blastulae, sondern nur zur Entstehung kompakter, unregelmäßig gestalteter, maulbeerförmiger Keime gekommen war, welche bereits am folgenden Tage alle zerfallen waren. In der zweiten und dritten Kultur fand sich dagegen neben anormal gefurchten, abgestorbenen Eiern und krüppeligen Keimen eine große Anzahl schöner normaler Blastulae vor, welche die Eihülle noch nicht verlassen hatten. Der Unterschied war also schon jetzt frappant genug, um die Nothwendigkeit der Sulfate auch für die normale Entwicklung der Seesterneier zu beweisen. An den folgenden Tagen aber wurde er noch viel auffallender, da sich die Larven in den beiden schwefelhaltigen Mischungen weiter entwickelten und die besten von ihnen sogar zu ausgebildeten Bipinnarien wurden, welche sich mehr oder weniger vollkommen normalen Larven aus natürlichem Seewasser näherten. Neben diesen gesunden Larven fanden sich freilich auch sehr viele kränkliche vor, welche in der Entwicklung zurückgeblieben waren und sich ganz besonders auch durch ihre merkwürdig großen Mesenchymzellen auszeichneten. Letztere glichen ganz den Wanderzellen der »Mesenchymbblastulae«, welche ich früher aus *Asterias*-Eiern in natürlichem Seewasser bei Zusatz von Rhodankalium züchten konnte. Die Entstehung dieser Anomalien ist einmal auf die schlechte Beschaffenheit des Materials, sodann aber auch auf die große Empfindlichkeit der *Asterias*-Eier für geringe quantitative und qualitative Schwankungen in der Zusammensetzung des Meerwassers zurückzuführen. Trotz alledem ist aber das Resultat unserer Versuchsreihe vollkommen entscheidend, zumal sich in den beiden schwefelhaltigen Zuchten sogar am 19. März noch Larven

vorhanden, während in der Kultur ohne Sulfate sämtliche Keime bereits am 1. abgestorben waren.

Schwefel ist also — dies bestätigte mir übrigens auch noch ein anderer Versuch — mit Sicherheit auch für die normale Entwicklung von *Asterias glacialis* unentbehrlich.

3. Die Unentbehrlichkeit des Chlors.

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

Mit einer gewissen Spannung, aber zugleich auch mit einem gewissen Grad von Verzagttheit ging ich an die Prüfung der Frage nach der Unentbehrlichkeit des Chlors. Gespannt auf das Resultat war ich desswegen, weil das Chlor trotz seiner weiten Verbreitung im Pflanzenreich doch für die Pflanzen bekanntlich entweder überhaupt entbehrlich oder zum mindesten von geringer Bedeutung ist, und man in Folge dessen auch die Entbehrlichkeit dieses Elements für die Entwicklung der Thiere vermuthen konnte, obwohl es in denselben überall, wo man danach gesucht hat, nachgewiesen worden ist, und obgleich diese Thatsache seiner allgemeinen Verbreitung von thierphysiologischer Seite schon allein für genügend angesehen wird, um seine Unentbehrlichkeit zu beweisen. Zwar ist letztere in jenen Fällen nicht zu bestreiten, wo das Chlor in den Verdauungssäften vorkommt, doch ist es selbst hier nicht ausgeschlossen, dass dasselbe trotz seiner Bethheiligung an dem normalen Ablauf gewisser Funktionen des sich selbst ernährenden Organismus dennoch für den formalen Aufbau desselben während der Ontogenese entbehrlich ist. Ich wurde in meiner Vermuthung über die eventuelle Entbehrlichkeit des Chlors für die Embryonalentwicklung der Thiere oder zum mindesten gewisser Thiere durch die Resultate meiner Untersuchungen über den Einfluss von Natrium formicum auf die Entwicklung der Seeigeler bestärkt. Es stellte sich nämlich bei denselben — wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde — heraus, dass selbst in einer Mischung von 80 Theilen 3,7 %iger Lösung von Natrium formicum und 20 Theilen Seewasser noch eine ziemlich bedeutende Anzahl der Eier das Blastulastadium erreichte, auf dem sie dann allerdings abstarben.

Schien nun auch durch diese letztere Thatsache der Weg zu meinem Ziele genau vorgezeichnet und die Erreichung des letzteren sehr wahrscheinlich, so wurde ich mir doch bald nach einiger Über-

legung der Schwierigkeiten bewusst, welche einer sicheren Entscheidung der Frage entgegenstehen. Zunächst ist nämlich klar, dass in dem Falle, wenn in einer Mischung, die an Stelle von NaCl Natrium formicicum und auch Mg und K nicht als Chlorid, sondern als Sulfat enthält, überhaupt keine Entwicklung oder nur der Beginn der Zerklüftung — und auch dieser noch in abnormer Weise — eintritt, doch nicht auf die Unentbehrlichkeit des Chlors geschlossen werden darf, da man einwenden kann, dass der Tod nicht durch das Fehlen von Chlor, sondern durch die schädigende Wirkung des ameisensauren Salzes hervorgerufen worden ist. Hätten wir nun ferner parallel mit dieser Kultur einen Versuch mit dem gleichen Eimaterial, aber mit einer Mischung angesetzt, in welcher nur der größte Theil des Kochsalzes durch Natrium formicicum ersetzt wäre, und wäre die Furchung in dieser Lösung im Gegensatz zu jener ersten Kultur, wo der gegenseitige Ersatz beider Salze ein vollständiger war, bis zu Ende abgelaufen, ja die Entwicklung vielleicht sogar noch weiter gegangen, so wäre doch auch von diesem Resultate nicht auf die Nothwendigkeit des Chlors zu schließen, da die bessere Entwicklung der Kultur mit dem nur theilweisen Ersatz der beiden Salze einfach davon abhängen kann, dass weniger Natrium formicicum vorhanden und somit auch dessen schädigender Einfluss geringer war.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich aber ohne Weiteres der Schluss, dass nur dann die Parallelkulturen mit und ohne Chlor in einwandfreier Weise vergleichbar sind, wenn in beiden gleich viel Natrium formicicum vorhanden ist. Wir dürfen also in der chlorhaltigen Mischung nicht eine dem zugesetzten Kochsalzquantum entsprechende Menge von dem ameisensauren Salze weglassen, sondern müssen dafür die Quantität eines anderen Salzes reduciren. Dies ist aber ohne Alterirung des Entwicklungsverlaufes nur mit Magnesium möglich, dessen Chlorid — wie wir später sehen werden — bei der Herstellung künstlicher Seewassermischungen ohne Schaden für die Kultur in Wegfall kommen kann.

Mit Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte habe ich nun folgende Mischungen zubereitet:

Ich stellte zunächst eine Lösung von folgender Zusammensetzung her: 3,07% HCOONa (äquimol. m. 3% NaCl); 0,26 MgSO_4 ; 0,1 CaSO_4 ; CaHPO_4 conc. und CaCO_3 (so viel nach Durchleiten von CO_2 in Lösung blieb).

Von dieser Mischung, die wir aus praktischen Gründen mit dem Buchstaben l bezeichnen wollen, wurden nun gleiche Quantitäten



genommen und mit den noch fehlenden Salzen in der Weise versetzt, wie es zur Entscheidung unserer Frage nothwendig ist. Es enthielt also

die erste Kultur: $1 + 0,12\% \text{ K}_2\text{SO}_4 + 0,4\% \text{ MgSO}_4$. Das erstere dieser beiden Salze vertritt $0,07\% \text{ KCl}$, während das zweite das fehlende Chlormagnesium in äquimolekularer Menge ersetzt. Hätten wir $0,32\% \text{ MgCl}_2$ nicht durch eine äquimolekulare, sondern durch eine isotonische Quantität MgSO_4 ersetzen wollen, so hätten wir zu unserer Lösung an Stelle von $0,4\%$ $0,8\% \text{ MgSO}_4$ hinzufügen müssen. Dazu lag aber desshalb kein Grund vor, weil ich aus Experimenten, die wir später im Abschnitt über die Unentbehrlichkeit des Magnesiums kennen lernen werden, erfahren hatte, dass $0,5\%$, ja sogar $0,26\% \text{ MgSO}_4$ allein zur normalen Entwicklung der Seeigellarven genügt, in unserer Mischung aber insgesamt $0,66\%$ vorhanden war.

Die zweite Kultur, welche wie die folgenden zum Vergleich mit der chlorfreien ersten angesetzt wurde, enthielt $1 + 0,07\% \text{ KCl} + 0,32\% \text{ MgCl}_2$. Da es sich durch Titiren einer angeblich 3% igen Lösung dieses letzteren, bekanntlich leicht zerfließlichen Salzes herausgestellt hatte, dass dasselbe ungefähr die Hälfte des Gewichts an Wasser besaß, so wurde an Stelle von $0,32\%$ die doppelte Quantität genommen. Wir stellten diese Kultur, welche in ihrer Zusammensetzung genau normalem Seewasser entspricht, nur dass sich an Stelle von $3\% \text{ NaCl}$ $3,07\% \text{ HCOONa}$ befinden, besonders desswegen an, um zu sehen, ob KCl und MgCl_2 allein hinreichen, die erforderliche Menge an Chlor zu liefern.

Die dritte Kultur unterscheidet sich von der vorhergehenden dadurch, dass sie kein MgCl_2 enthält, sondern an dessen Stelle $0,4\% \text{ NaCl}$. Eine äquimolekulare Menge von NaCl , welche $0,32 \text{ g MgCl}_2$ entspricht, würde zwar nur ca. $0,197 \text{ g}$ betragen, da nun aber in der letzteren nur halb so viel Chloratome enthalten sind wie in $0,32 \text{ g MgCl}_2$, so habe ich das Doppelte von $0,197$ genommen und diese Quantität auf $0,4$ abgekürzt. Kultur 2 und 3 enthielten also ungefähr die gleiche Anzahl Chloratome. Hätten wir in die Mischung der dritten Kultur nicht die gleiche Menge Chlor, sondern eine Quantität Chlornatrium bringen wollen, deren Lösung mit der von $0,32\% \text{ MgCl}_2$ isotonisch ist, so hätten wir nur $0,26\%$ oder höchstens $0,28\%$ (wenn man das Verhältnis des isotonischen Koeffizienten von NaCl zu dem von MgCl_2 wie $3 : 4,35$ annimmt)¹⁾ Kochsalz zusetzen

¹⁾ DE VRIES, Analyse der Turgorkraft. pag. 513.

dürfen. Wir haben uns dazu entschlossen, die beiden Kulturen lieber in Bezug auf die Chlormenge gleichzustellen, als ihren osmotischen Druck durch Berechnung auf annähernd die gleiche Höhe zu bringen, da durch frühere Experimente feststand, dass ein Zusatz von 0,2% NaCl zum Seewasser noch keinen wesentlichen Einfluss auf die Entwicklung hat, wir ja aber in dieser dritten Kultur nur 0,12—0,14% NaCl zu viel zugesetzt haben.

Die vierte Kultur endlich enthielt ganz dieselbe Mischung wie Nr. 3, also: 1 + 0,07% KCl + 0,4% NaCl, wozu jedoch noch ein Überschuss von 0,5% NaCl gefügt wurde. Wäre unsere Versuchsmischung gewöhnliches Seewasser gewesen, hätte sie also nicht 3,07% HCOONa, sondern 3% NaCl enthalten, so würde eine Vermehrung des Salzgehaltes um ca. 0,64% NaCl (denn zu den 0,5% kommt noch der bereits in der Mischung der dritten Kultur enthaltene Überschuss von 0,12—0,14%) von den bedenklichsten Folgen gewesen sein. Die Kultur hätte sich dann nämlich überhaupt nicht oder zum mindesten ganz bedeutend schlechter als die dritte entwickeln müssen. Sollte es sich dagegen im schroffen Gegensatz hierzu fernerhin herausstellen, dass sich diese vierte Kultur gerade besser entwickelt als alle vorhergehenden, so würde dieses Resultat um so höher anzuschlagen sein, da es den Nutzen der Erhöhung des Chlorgehaltes um so deutlicher hervortreten lassen würde.

Schließlich wurde noch eine fünfte Mischung zubereitet, welche dieselbe Menge Chlornatrium wie die vierte enthielt. Um aber ihren Salzgehalt annähernd auf die gleiche Höhe wie den der drei ersten Kulturen zu bringen, versetzte ich zunächst die Mischung 1 mit 17% Süßwasser und fügte dann erst 0,07% KCl und 0,9% NaCl hinzu. Diese letzte Kultur zeichnete sich also von den vier ersten dadurch aus, dass sie eine geringere Menge Natrium formicicum als diese enthielt. Übt nun letzteres einen schädigenden Einfluss auf die Eier der Seeigel aus, und ist Chlor für die Entwicklung derselben unentbehrlich, so war zu erwarten, dass sich in diesem fünften Gemisch die Eier noch weiter entwickeln würden als in dem vierten, mit dem es zwar in Bezug auf den Chlorgehalt aber nicht in Bezug auf die Ameisensäuremenge übereinstimmte. Für sich allein wäre zwar wegen der geringeren Formiatmenge die Kultur zum Beweisverfahren für die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit des Chlors nicht zu benutzen — wie wir bereits oben betonten —, Hand in Hand mit der zweiten, dritten und vierten Zucht fällt aber auch das Resultat, welches wir mit ihr erlangen werden, bei der Entscheidung unserer Frage ins Gewicht.

Nach dieser genauen Auseinandersetzung über die Zusammensetzung der Versuchsmischungen und über die Gründe wesshalb wir sie gerade in dieser Weise zubereitet haben, wollen wir die Entwicklung der Eier von *Sphaerechinus* in den fünf Kulturen verfolgen:

Am 29./12. 1896 3 5 p. m. wurden die Eier in die Lösungen gebracht.

Als um 8 20 p. m. die Gefäße durchmustert wurden, waren in der ersten Mischung ungefähr 8—10% der befruchteten Eier ungefurcht geblieben, die anderen hatten sich in unregelmäßiger Weise in 2—4 oder auch bereits in 4—8 Zellen getheilt. In der zweiten Mischung war die Mehrzahl in 4, einige aber auch bereits in mehr Zellen (bis zu 8) getheilt. Die Kultur unterschied sich in so fern vortheilhaft von der vorhergehenden, als die Furchung regelmäßiger als in der ersten verlaufen war. Denn während sich die Anomalien in letzteren zum Theil bereits auf dem Zweizellenstadium äußerten, fanden sich hier ganz regelmäßige 4-Stadien vor. Noch besser war die dritte Kultur. Die Furchung war zwar in derselben auch noch nicht weiter gediehen, es hatten sich jedoch alle befruchteten Eier gefurcht und zwar war die Furchung, obgleich erst vier Kugeln gebildet waren, noch viel regelmäßiger als in der zweiten Mischung verlaufen. Die vierte Zucht schloss sich in Bezug auf Regelmäßigkeit und Anzahl der Zellen ganz an die dritte an und die fünfte that ein Gleiches: Fast alle Eier waren hier regelmäßig in 4 Zellen getheilt. Selbst in der Kontrollkultur mit natürlichem Seewasser war die Furchung erst bis zum 4- oder 8-Stadium gediehen.

Wollten wir schon jetzt nach den vorliegenden Befunden ein Urtheil über die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit des Chlors abgeben, so hätten wir uns ganz entschieden für die erstere zu entscheiden, denn in der chlorfreien Kultur waren 8—10% Eier ungefurcht geblieben und die übrigen hatten sich unregelmäßig zerklüftet, in den drei letzten Zuchten mit NaCl-Zusatz hatten sich dagegen alle Eier getheilt und das noch dazu größtentheils in regelmäßiger Weise. Doch sehen wir erst weiter!

Am folgenden Morgen (30./12. 10 a. m.) stellte es sich heraus, dass die Eier in der chlorfreien Mischung abgestorben waren, nachdem sie sich in unregelmäßiger Weise in 2—8, seltener in 10—12 Zellen getheilt hatten. In der Kultur mit $MgCl_2$ waren die Eier ebenfalls abgestorben. Sie hatten sich im Durchschnitt in 8, weniger häufig in 10, 12 oder gar 16 Zellen zerklüftet. Abgesehen

von der Zellenzahl, die zum Theil höher war, unterschied sich diese zweite Kultur von der ersten besonders durch den regelmäßigen Habitus der Furchungsbilder, denn in ihr kamen noch regelmäßige 4- und 8-Stadien vor, während in der chlorfreien die Anomalien bereits auf dem Stadium von 2 Zellen begannen. Noch besser als die zweite war die dritte Kultur mit 0,4% NaCl. Es waren bis zu 16 oder auch einige Zellen mehr gebildet worden, die zu kleinen kompakten Klumpen dicht zusammengepresst waren und nach ihrem gesunden Aussehen zu urtheilen, noch zu leben schienen. In der vierten Zucht mit 0,9% NaCl hatten es die meisten Eier zu solchen runden, kompakten Keimen von 16—20 Zellen gebracht, welche ebenfalls noch zu leben schienen. Die Zahl dieser verhältnismäßig regelmäßig aussehenden Keime war größer als in der dritten Mischung, so dass wir also eine Zunahme der Güte der Kulturen mit zunehmendem NaCl-Gehalt konstatiren können. Die fünfte Kultur endlich übertraf auch die vierte noch um ein wenig, da in ihr kompakte Keime von gesundem Aussehen vorhanden waren, welche 24 Zellen aufwiesen.

Obwohl also die Entwicklung in keiner Zucht weit gediehen war, so war doch die günstige Wirkung von Cl augenfällig, denn in der chlorfreien Mischung war die Furchung nicht nur am wenigsten weit, sondern auch am unregelmäßigsten verlaufen; in der Kultur mit $MgCl_2$ war dies schon besser geworden und die folgenden Zuchten mit NaCl übertrafen endlich auch die mit Magnesiumchlorid. Obgleich letztere die gleiche Menge Chlor wie die dritte Kultur enthielt, hatte sie doch nicht in der Weise günstig auf die Furchung eingewirkt wie diese. Wir werden später im dritten Theil im Stande sein, Gründe für diesen Unterschied zwischen den beiden Kulturen mit 0,32% $MgCl_2$ und 0,4% NaCl angeben zu können.

Neben dem mehr oder weniger weiten und mehr oder weniger regelmäßigen Verlauf der Furchung konnten wir aber noch einen anderen Unterschied zwischen der ersten und zweiten Kultur einerseits und der dritten bis fünften andererseits konstatiren. Die Eier waren nämlich in den ersten beiden abgestorben, während die Keime in den übrigen gesund aussahen und noch zu leben schienen, obwohl in der dritten und vierten Mischung dieselbe Menge Natrium formicum wie in den beiden ersten vorhanden war. Die Keime waren also durch das zugesetzte Chlorid vor dem Zerfall geschützt worden.

Sehr deutlich trat dies noch durch folgenden Versuch hervor: Ich goss am 30./12. 11 35 a. m. die künstlichen Mischungen der fünf Kulturen ab und füllte natürliches Seewasser zu.

Am darauffolgenden Tage zeigte es sich, dass in den ersten beiden Kulturen wirklich alle Eier abgestorben waren, da sich kein einziges weiter entwickelt hatte. Ganz anders jedoch in dem dritten Gefäß! Hier hatte sich ungefähr $\frac{1}{3}$ der Eier weiter entwickelt und wimpernden Blastulis mit vacuoliger Wand den Ursprung gegeben, welche meistentheils allerdings nur aus einem Theil des Furchungszellenmaterials hervorgegangen waren, während der Rest zerfallen war. Noch besser war die vierte Zucht, in welcher sich also die Keime aus der Mischung mit 0,9% NaCl befanden. In derselben hatten sich nämlich die meisten Eier zu wimpernden Blastulis weiter entwickelt, und zwar waren letztere — im Gegensatz zu der dritten Kultur — in der Mehrzahl der Fälle aus dem ganzen Furchungszellenmaterial hervorgegangen. Auch in der fünften Kultur hatten fast alle Eier wimpernde Blastulae erzeugt, welche von verschiedener Größe waren, je nachdem zu ihrer Bildung das gesammte Furchungszellenmaterial oder nur ein Theil davon verwendet worden war.

In der Folge entwickelten sich diese Larven in allen drei Gefäßen langsam weiter, ja es entstanden sogar in dem, welches die Keime aus der Mischung mit 0,9% NaCl enthielt, einzelne Larven von Pluteusorganisation mit kurzen Fortsätzen. Derartige Larven waren am 7./1. auch in der vierten Zucht vorhanden und in der fünften fand sich sogar eine ziemliche Anzahl annähernd normaler Plutei mit Fortsätzen vor, die nur in Folge ihrer geringeren Größe von der Norm abwichen.

Aus diesem Thatachenbestande geht zunächst mit größter Deutlichkeit der Nutzen des Chlors für die sich entwickelnden Eier von *Sphaerechinus* hervor, da die Anwesenheit von 0,4%, noch besser aber eine solche von 0,9% Chlornatrium das Absterben der Eier während eines 20 $\frac{1}{2}$ -ständigen Aufenthaltes in einer 3,07% igen Lösung von Natrium formicicum verhinderte. Sodann ergibt sich aus dem Verhalten der Kultur mit Chlormagnesiumzusatz, dass das Chlor als Natriumchlorid den Eiern geboten werden muss, da die betreffende Magnesiumverbindung zwar einen gewissen förderlichen Einfluss auf die Eier zu erkennen gab, darin aber einer entsprechenden Menge Kochsalz nachstand und schließlich den Tod der Keime nicht verhindern konnte, was jenes unter denselben Umständen that.

Die verschiedenen anderen Kulturen, welche ich zur Prüfung der vorliegenden Frage mit *Sphaerechinus*-Eiern anstellte, ergaben im Princip das gleiche Resultat: Alle wiesen auf die Unentbehrlichkeit des Chlors für die Entwicklung hin.

In ausgesprochenem Maße that dies auch ein Versuch, den ich am 4./1. 1897 12 $\frac{1}{4}$ p. m. mit *Echinus*-Eiern anstellte. Die Mischungen waren ganz dieselben, welche oben zu den *Sphaerechinus*-Zuchten verwendet worden waren.

Am selben Tage Abends 8 $\frac{1}{2}$ Uhr stellte sich bei der Durchmusterung Folgendes heraus: In der ersten Kultur ohne Cl waren die allermeisten Eier ungefurcht geblieben, hatten aber nach außen zahlreiche, kleine, helle Plasmaklumpchen abgeschnürt, so dass sie wie mit Warzen bedeckt aussahen. Nur einige hatten sich in 2, 3 oder 4 Zellen zerklüftet und dies dazu noch in abnormer Weise, falls mehr als zwei Furchungskugeln gebildet worden waren. Einen geradezu frappanten Unterschied hierzu bildeten die Eier in der zweiten Mischung! Alle Eier hatten sich gefurcht und zwar im Durchschnitt bereits in ca. 64 Zellen. Die Furchungshöhle war deutlich sichtbar und die Zellen begannen sich bereits gegen einander abzuplatten. Nur manche Eier waren weiter zurückgeblieben; weniger als 24 Zellen besaß aber keines. Die dritte Kultur schloss sich eng an die vorhergehende an; auch in ihr waren die meisten Eier im Durchschnitt bereits in ca. 64 Zellen getheilt und nur einzelne zurückgeblieben. Auch in der vierten Zucht bot sich etwa dasselbe Bild dar, doch machte es fast den Eindruck, als wären hier einige mehr zurückgeblieben. In der fünften Mischung endlich waren im Durchschnitt etwas weniger Zellen als in den vorhergehenden gebildet worden, die Abplattung derselben gegen einander war aber bereits ausgeprägter als in der zweiten bis vierten Kultur.

Als am folgenden Morgen die Kulturen wieder kontrollirt wurden, ergab sich, dass in der chlorfreien Mischung die Eier zum größten Theil ungefurcht zerfallen waren. In der zweiten waren zwar auch die meisten Eier abgestorben, jedoch erst auf späten Furchungsstadien, ja der kleinere Theil hatte sogar blastulaförmigen Keimen den Ursprung gegeben. Die Zellen dieser letzteren waren derartig eng an einander gepresst, dass von Zellgrenzen nichts mehr zu sehen war. Auch vom Blastocöl ließ sich bisweilen nichts wahrnehmen, in anderen Fällen war es dagegen sichtbar, dann aber freilich mit einer trüben körnigen Masse gefüllt. Die Keime waren häufig nur aus einem Theil der Furchungszellen hervorgegangen, aber auch

dann, wenn sie aus dem ganzen Material entstanden waren, bestanden sie aus weniger Zellen als normal und waren außerdem kleiner. Die dritte Kultur schloss sich eng an die vorhergehende an, die vierte war aber entschieden besser als beide, da in ihr eine größere Zahl blastulaförmiger Keime vorhanden war. Auffallender Weise stand die fünfte Zucht wieder etwas hinter der vierten zurück, denn es waren in ihr nicht mehr blastulaähnliche Keime als in der dritten zu finden. Woran dieses abweichende Verhalten der letzten Mischung ihren Grund hat, ist schwer zu sagen und für uns von keiner Wichtigkeit zu erfahren, da das Hauptergebnis in voller Deutlichkeit dasteht:

Chlor ist auch für die Entwicklung der Eier von *Echinus* unbedingt nothwendig, denn in den chlorfreien Mischungen starben die allermeisten Eier ungefurcht ab und nur einige wenige erst, nachdem sie sich in wenige Zellen unregelmäßig zerklüftet hatten; in den chlorhaltigen dagegen verlief die Furchung bis zu einem späten Stadium, ja es entstanden sogar mehr oder weniger zahlreiche Keime, die als blastulaähnlich zu bezeichnen waren.

So wären wir also zu einem Resultate gelangt, das unserer Vermuthung, die den eigentlichen Anstoß zur endgültigen Inangriffnahme des ganzen Problems gegeben hat, gerade entgegengesetzt ist.

Leider entwickelten sich die Eier in den chlorhaltigen Mischungen meiner Versuchsreihen nie sehr weit, starben doch auch die oben erwähnten blastulaförmigen Keime von *Echinus*, ohne sich weiter entwickelt zu haben, bald ab, es war mir aber nicht möglich, ein besseres Beweisverfahren als das von mir gebrauchte ausfindig zu machen, welches die Entwicklung in den Kulturen mit Chlor bis zu einem späteren Stadium erlaubt hätte. Zur Vertretung des Chlors darf man selbstverständlich kein anderes Halogen wählen, sondern man muss dazu ein ganz anderes Säureradikal verwenden. Da sich nun im vorhergehenden Abschnitt herausgestellt hat, dass Sulfate für die normale Entwicklung der Seeigel unumgänglich nothwendig sind, so könnte man denken, dass sich NaCl vielleicht am besten durch eine äquimolekulare Menge von Natriumsulfat vertreten lassen würde. Die Versuche in dieser Richtung fielen jedoch vollkommen negativ aus und haben in Folge dessen meine Hoffnung auf Auffindung einer noch besseren Methode nicht gerade erhöht.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Die Versuche mit Larvenstadien von *Sphaerechinus* und *Echinus* lieferten sehr deutliche Resultate und tragen in Folge dessen in erwünschter Weise zur Vervollständigung unseres Bildes bei. Die fünf Mischungen, welche dabei zur Verwendung kamen, waren dieselben wie die in Abschnitt A benutzten. Auch das Larvenmaterial stammte von denselben Eiern ab, von denen ein Theil zu den vorhergehenden Versuchen gedient hatte.

Zunächst wurden Blastulae von *Sphaerechinus*, welche meist bereits die Eihülle verlassen hatten, in die fünf Mischungen gebracht. Dies geschah am 30./12. 1896 12 5 p. m.

Am folgenden Morgen waren in der chlorfreien Kultur alle Larven todt und vollkommen desorganisirt. In der zweiten dagegen mit $MgCl_2$ -Zusatz waren die Blastulae noch am Leben, ja hatten sogar Mesenchymzellen gebildet. Von der Urdarmbildung war jedoch nicht der geringste Ansatz zu bemerken. Die dritte Kultur schloss sich eng an die vorhergehende an, während die vierte und fünfte die beiden anderen chlorhaltigen Zuchten noch um eine Stufe überragten. In ihnen hatten die Larven nämlich nicht nur Mesenchymzellen, sondern auch das erste Anzeichen der beginnenden Gastrulation, die dicke Urdarmplatte erhalten. Der Unterschied zwischen den Kulturen war also ein frappanter.

Die chlorfreie todt! Die chlorhaltigen am Leben und sogar ein wenig weiter entwickelt, und von ihnen wiederum die chlorreicheren besser als die chlorärmeren!

Die Differenz zwischen den letzteren wurde am folgenden Tage, also am 1./1. 1897 noch bedeutender. In der Mischung mit $MgCl_2$ war jetzt der größere Theil zusammengeschrumpft, abgestorben oder beim Absterben begriffen und nur der kleinere wurde noch von lebenden wimpernden Blastulis repräsentirt. Die dritte Kultur mit 0,1% NaCl verhielt sich ungefähr ebenso, war aber immerhin ein wenig besser; in der vierten und fünften aber mit 0,9% NaCl lebten noch alle, ja es hatten sogar in der vierten manche, in der fünften fast alle eine kleine Urdarmeinsenkung bekommen! Am 3. Januar waren in den beiden chlorärmeren Mischungen alle Larven abgestorben und zerfallen; während in den chlorreicheren ein Theil noch am Leben war, ohne dass sich freilich an diesen überlebenden Larven eine Weiterentwicklung bemerken ließ. An den folgenden

Tagen starben auch sie ab, und zwar zuerst diejenigen in der vierten und zuletzt die in der fünften Mischung.

Die Abstufung zwischen den einzelnen Versuchskulturen ist also ganz vortrefflich und beweist auf das deutlichste, dass die Anwesenheit von Chlor im umgebenden Medium auch für die Weiterentwicklung der Blastulae eine Nothwendigkeit ist.

Ebenso einwandfrei war das Resultat mit Gastrulis von *Sphaerechinus*, welche am 31./12. 1896 4 45 p. m. in die fünf Mischungen gebracht worden waren. Eine Weiterentwicklung trat zwar hier auch in den chlorhaltigen Zuchten nicht ein, doch trat trotzdem der Unterschied zwischen den Zuchten ohne und mit Chlor und zwischen den chlorärmeren und chlorreicheren deutlich hervor. Die chlorfreie Kultur war bereits 24 Stunden nach Beginn des Versuches abgestorben, ihr folgten darauf die chlorärmeren und endlich am 4. Januar die mit dem höchsten Chlorgehalt.

Etwas langsamer ging das Absterben der Plutei in der Mischung ohne Chlor vor sich, doch ließ sich auch hier schließlich ein augenfälliger Unterschied zwischen der chlorfreien und den chlorhaltigen Kulturen konstatiren, da die Larven in den letzteren die der ersteren um mehrere Tage überlebten. Ich habe die betreffenden Versuche sowohl mit Pluteis von *Sphaerechinus* wie mit solchen von *Echinus* angestellt und in beiden Fällen das gleiche Resultat erhalten.

Chlor ist also nicht nur zur normalen Entwicklung der Seeigeleier mindestens bis zum Pluteus unbedingt nöthig, sondern es ist auch zur Erhaltung der Pluteuslarven selber erforderlich.

4. Die Unentbehrlichkeit des Natriums.

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

Noch mühevoller als der Nachweis des Chlors als unentbehrlichen Bestandtheil des Meerwassers war die Prüfung des Natriums auf seine Nothwendigkeit hin. Da dieses Metall als Chlorverbindung bekanntlich den Hauptbestandtheil des Meerwassers ausmacht, so liegt auf der Hand, dass man es bei der Zusammenstellung künstlicher Mischungen nicht ohne Weiteres weglassen darf, sondern es durch ein anderes Salz ersetzen muss. Chlorkalium, an das man vielleicht zuerst denken könnte, ist nun von vorn herein hierbei ausgeschlossen, da dasselbe zur normalen Entwicklung zwar unentbehr-

lich, aber in größeren Massen doch schädlich ist. Von Chlorrubidium und Chlorcaesium gilt Ähnliches; und Chlorlithium ist desshalb nicht verwendbar, weil es bereits in kleinen Mengen abändernd auf den Entwicklungsang der Seeigeleier einwirkt. In Folge dieser Sachlage gelangte ich gleich bei Beginn meiner Versuche zu der Überzeugung, dass sich das Kochsalz — wenn überhaupt — so einzig und allein durch Chlormagnesium vertreten lassen dürfte. Mit diesem Salze wurden also die Untersuchungen in Angriff genommen und zu meiner vollen Zufriedenheit zu Ende geführt. Ihren Gang will ich an der Hand jener Kulturen schildern, welche ich bei der letzten Prüfung der Unentbehrlichkeit des Natriums am 22. Mai 1896 angestellt habe.

Die Methode, welche ich hierbei befolgte, war folgende: Ich benutzte eine Lösung von Chlormagnesium, welche — wie vermittels Titration festgestellt wurde — einen Salzgehalt von 2,96% aufwies. In derselben wurde Calciumphosphat und Calciumcarbonat¹⁾ in ganz der gleichen Weise gelöst, wie oben im Abschnitt über »Die Methode« pag. 652 genau angegeben wurde. Die Gründe, wesswegen ich gerade eine $MgCl_2$ -Lösung von ca. 3% verwendet habe, sind aus nachstehenden Erörterungen ersichtlich.

Die Molekulargewichte von $MgCl_2$ und NaCl verhalten sich — Cl rund zu 35 gerechnet — ungefähr wie 47:29. Hätte ich also eine $MgCl_2$ -Lösung zubereiten wollen, welche im gleichen Volumen die gleiche Anzahl Moleküle wie eine 3%ige NaCl-Lösung enthält, so hätte ich eine solche von 4,86% herstellen müssen. Nach den Untersuchungen von DE VRIES²⁾ übt nun aber eine äquimolekulare $MgCl_2$ -Lösung nicht denselben osmotischen Druck aus wie eine solche von NaCl, vielmehr stehen die »isotonischen Koeffizienten« beider ungefähr in dem Verhältnis von 4:3; wollen wir also eine Chlormagnesiumlösung von dem gleichen osmotischen Druck wie eine 3%ige Kochsalzlösung herstellen, so müssen wir eine Salzmenge von $\frac{4,86 \cdot 3}{4}$ d. h. von ca. 3,64% hierzu verwenden. Da es mir daran lag, eine Salzlösung zu haben, die wenigstens annähernd der Berechnung nach mit einem 3%igen NaCl-Gemisch isotonisch ist, so habe

¹⁾ Da sich feuchtes $MgCl_2$ bekanntlich bereits bei gewöhnlicher Temperatur theilweise zersetzt, so werden durch den Zusatz des kohlensauen Kalkes zugleich auch die etwa vorhandenen geringen Mengen freier Salzsäure neutralisirt.

²⁾ Analyse der Turgorkraft. PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. 14. 1884. pag. 537.

ich die so berechnete Zahl meinen Untersuchungen zu Grunde gelegt.

Weiter sind wir nun aber bereits oben, als es sich um den Nachweis der Unentbehrlichkeit des Chlors handelte, zu der Überzeugung gekommen, dass die Parallelkulturen, durch deren Vergleich die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit eines Stoffes einwandfrei bewiesen werden soll, dieselbe Menge des Ersatzstoffes enthalten müssen. In unserem Falle muss also sowohl in der natriumhaltigen wie in der natrium-freien Mischung die gleiche Menge Chlormagnesium vorhanden sein. Aus diesem Grunde habe ich nicht eine Lösung dieses Salzes von der oben berechneten Konzentration von 3,64% verwendet, sondern mir eine solche von ca. 3% — in Wirklichkeit enthielt sie nur 2,96%¹⁾ — zubereitet. So wurde es vermieden, dass in den Na-Kulturen durch Zusatz von Kochsalz zu bald das Maximum des erlaubten osmotischen Druckes im umgebenden Medium erreicht wurde. Dieses sind die Gründe, welche mich bei der Herstellung der Mischung geleitet haben. Wir wollen dieselbe, die also — woran noch einmal erinnert sein möge — neben MgCl_2 , auch CaHPO_4 und CaCO_3 enthielt, aus praktischen Gründen in Zukunft mit dem Buchstaben l bezeichnen.

Die erste der fünf Parallelkulturen, welche ich zum Nachweis der Unentbehrlichkeit des Natriums anstellte, wurde nun aus diesem Urgemisch so hergestellt, dass ich zu 100 Theilen 0,07 g KCl , 0,1 g CaSO_4 und 0,26 g MgSO_4 zusetzte. Der gesammte Salzgehalt der Versuchslösung belief sich also — CaHPO_4 und CaCO_3 nicht eingerechnet — auf 3,39%; dieselbe ließ sich demnach mit normalem Seewasser vergleichen, welches an Stelle von 3% NaCl eine ungefähr gleiche Gewichtsmenge (genau nur 2,96%) MgCl_2 aufweist und dem außerdem das normale Quantum Chlormagnesium (0,32%) abgeht. Wir haben dieses letztere bei der Herstellung unserer natriumfreien Mischung deshalb weggelassen, weil ja in ihr bereits mehr als genug MgCl_2 vorhanden ist. Die Summe der nachträglich zu l zugefügten Salze, nämlich 0,07% KCl + 0,1% CaSO_4 + 0,26% MgSO_4 , wollen wir aus praktischen Gründen fernerhin ebenfalls mit einem Buchstaben und zwar mit m bezeichnen. Die natriumfreie Mischung enthielt also: l + m.

Zum Vergleich mit dieser ersten Kultur wurde nun eine zweite, natriumhaltige von der Zusammensetzung l + m + 0,55% NaCl

¹⁾ Das spec. Gewicht dieser 2,96%igen Lösung betrug bei 17 $\frac{1}{2}$ ° C. 1,0245.

angesetzt. Das Zusatzquantum von 0,55% NaCl wurde besonders deswegen gewählt, weil nach einer auf die DE VRIES'schen Untersuchungen basirten Berechnung eine 0,55%ige Kochsalzlösung mit einer 0,68%igen von $MgCl_2$ annähernd isotonisch ist. Da nun aber — wie aus unseren oben stehenden Auseinandersetzungen hervorgeht — zur Herstellung des osmotischen Gleichgewichtes zwischen der verwendeten 2,96%igen $MgCl_2$ -Lösung und einem 3%igen Kochsalzgemisch ein Zusatz von 0,68% $MgCl_2$ zu der ersteren nöthig wird, so haben wir durch das Zufügen von 0,55% NaCl eine Annäherung¹⁾ des osmotischen Druckes unserer zweiten Versuchsmischung an den des gewöhnlichen Seewassers herbeigeführt. Unsere natriumfreie und unsere zweite natriumhaltige Kultur besitzen also zwar dieselbe Menge $MgCl_2$, dieselbe Menge $CaHPO_4$, $CaCO_3$, KCl etc., aber sie haben nicht die gleichen osmotischen Eigenschaften. Würde es sich nun durch das Experiment herausstellen, dass sich die Eier in der ersten Mischung viel schlechter entwickeln als in der zweiten, ja vielleicht in der ersteren bereits auf frühen Furchungsstadien absterben, in der natriumhaltigen dagegen ein späteres Entwicklungsstadium erreichen, so wäre nach den vorstehenden Erörterungen der Einwand erlaubt, dass sich in der natriumhaltigen Kultur die Eier nicht deswegen besser und weiter entwickelt haben als in der natriumfreien, weil Natrium in ihr enthalten ist, sondern dass dieser Unterschied einfach von einer Erhöhung der Konzentration des umgebenden Mediums herrührt. Diesen Einwand widerlegen wir durch

eine dritte Kultur, welche ebenfalls 0,55% NaCl enthält, aber durch Zufügung von Süßwasser auf die Konzentration der ersten natriumhaltigen Mischung gebracht worden ist. Nun aber entspricht, wenn es sich darum handelt isotonische Lösungen herzustellen, eine Menge von 0,55% NaCl, einer solchen von 0,68% $MgCl_2$, — wie wir bereits oben sahen —, und ferner sind in unserer Urmischung 1

¹⁾ Von einer vollkommenen Isotonie zwischen beiden Flüssigkeiten kann aber trotzdem keine Rede sein und zwar deswegen nicht, weil einmal in der Mischung dieser zweiten Kultur ebenso wie in jener der ersten jenes im normalen Seewasser vorhandene Quantum $MgCl_2$ von 0,32% weggelassen worden ist, und weil zweitens die Berechnung nur annähernd richtig ist. Wir haben bei der letzteren nämlich mit DE VRIES angenommen, dass sich die isotonischen Koeffizienten äquimolekularer Lösungen von NaCl und $MgCl_2$ wie ganze Zahlen, wie 3 : 4 verhalten. Eine derartige Abrundung giebt aber wegen der thatsächlichen, zum Theil auffallenden ($MgCl_2$!) Abweichung von ganzen Zahlen, keine exakten Resultate, wenn dieselben auch für unseren Zweck ausreichend sind. Vgl. OSTWALD, Allgem. Chemie. Bd. I. pag. 665.

2,96% MgCl_2 enthalten; wir müssen also letztere — wie Berechnung ergibt — mit ca. 23% Süßwasser versetzen, falls ein Zusatz zu ihr von 0,55% NaCl keine Erhöhung der Konzentration und damit des osmotischen Druckes zur Folge haben soll. Da nun offenbar eine größere Verdünnung für unseren Zweck besser ist als eine nicht genügende, so habe ich die Urmischung 1 mit 24% Serinowasser¹⁾ verdünnt. Die Mischung zu unserer dritten Kultur wurde demnach so hergestellt: zu 76 ccm der Mischung 1 wurden 24 ccm Süßwasser gegossen und zu dieser verdünnten Lösung sodann 0,55% NaCl und die Salzmenge $m = 0,07\%$ KCl , $0,1\%$ CaSO_4 und $0,26\%$ MgSO_4 gefügt. Stellt es sich nun durch das Experiment heraus, dass sich die Eier in dieser dritten Mischung besser entwickeln als in der ersten, so ist unserer Meinung nach die Unentbehrlichkeit von Natrium bewiesen, selbst wenn in der unverdünnten zweiten Lösung die Entwicklung etwas weiter gehen sollte, die dritte Kultur also zwischen der ersten und zweiten in der Mitte stehen würde.

Wir hatten zur Herstellung der Mischungen für die Kulturen 2 und 3 nur verhältnismäßig wenig NaCl verwendet; um desshalb den eventuell günstigen Einfluss des letzteren auf die Entwicklung noch deutlicher hervortreten zu lassen, wurde

eine vierte Kultur angesetzt, welche $l + m + 0,84\%$ NaCl , also $0,29\%$ Kochsalz mehr enthielt als die zweite mit nur $0,55\%$. Da man nun aber auch hier bei einem möglichen günstigen Resultat einwenden könnte, dasselbe läge nicht an dem zugefügten Quantum Chlornatrium, sondern an der Erhöhung der Konzentration des umgebenden Mediums, so wurde

eine fünfte Kultur zu gleicher Zeit mit den vorstehenden angesetzt, deren Mischung zwar auch $0,84\%$ NaCl enthielt, aber durch Zusatz von Süßwasser annähernd auf die Konzentration der ersten Kultur gebracht worden war. Hierbei war so verfahren worden, dass zu 64 ccm von der Urmischung 1 36 ccm Serinowasser gefügt und hierzu sodann die Salzmenge m und $0,84\%$ NaCl zugesetzt wurde.

Mit diesen fünf Kulturen wurden am 22. Mai 1896 die Versuche begonnen, und zwar wurde die Mischung eines jeden Versuchs in

¹⁾ Serinowasser wurde deshalb zur Verdünnung genommen, damit die Menge des so wichtigen phosphorsauren Kalkes nicht wesentlich reducirt wurde. Die Mischung 1 enthält nämlich neben $2,96\%$ MgCl_2 auch CaHPO_4 und CaCO_3 , deren Menge durch Zusatz von Aqua dest. natürlich auch vermindert werden würde, was durch Zusatz von Serinowasser, welches beide Stoffe enthält, wenigstens theilweise vermieden wird.

zwei Theile getheilt und in den einen Eier von *Sphaerechinus*, in den anderen solche von *Echinus* gebracht. Die Entwicklung dieser letzteren wollen wir nun an der Hand unserer Protokolle etwas genauer verfolgen.

Um 12³/₄ Uhr waren die befruchteten Eier in die verschiedenen Mischungen gebracht worden. Um 3 40 p. m. wurden die Kulturen zum ersten Male durchmustert.

In der ersten waren nur ganz wenige Eier ungefurcht geblieben, der größte Theil hatte sich, zwar meist in abnormer Weise, sehr verschieden weit in 4 oder 8—16 Zellen gefurcht. Die Anomalien äußerten sich in abnormer Lage und Größe der Theilprodukte. Schon auf dem Achtzellenstadium waren die Zellen nicht mehr von gleicher Größe, sondern verschieden groß, wie man das z. B. auch in verdünntem Seewasser beobachten kann. Im Gegensatz hierzu machte die zweite Kultur einen weit besseren Eindruck. Die Eier hatten sich zwar auch noch nicht in mehr als 16 Zellen getheilt, aber als Ganzes genommen war die Kultur doch etwas weiter als die erste. Die dritte machte wieder einen etwas schlechteren Eindruck als die zweite, der sich dann wieder die vierte näherte. In der fünften Kultur endlich waren ebenfalls fast alle Eier gefurcht, doch war dies meist in abnormer Weise geschehen. Die Zahl der Theilprodukte betrug in ihr wie in den übrigen bis zu 16, und diese Zahl war auch von den Eiern in natürlichem Seewasser noch nicht überschritten. Ein besonders in die Augen springender Unterschied war also bei dieser ersten Durchmusterung zwischen der natriumfreien und den natriumhaltigen Kulturen noch nicht vorhanden, doch war immerhin eine gewisse Andeutung einer Differenz, namentlich in der zweiten Kultur, zu konstatiren.

Um 6 35 p. m. hatte jedoch diese kleine Differenz ganz bedeutende Dimensionen angenommen, wie sich aus Folgendem ergibt:

In der ersten Kultur war ein Fortschritt in der Zerklüftung zu konstatiren, doch war dieselbe meist und auf späteren Stadien wohl immer abnorm verlaufen, indem sich Zellen von unregelmäßiger Größe gebildet hatten oder diese oder jene in der Theilung zurückgeblieben war. Die Furchung war bei den einzelnen Eiern sehr verschieden weit vorgeschritten; die am weitesten vorgeschrittenen Eier mochten ca. 32—48 Zellen aufweisen, so dass die Furchungshöhle bei ihnen bereits sichtbar war.

Als ich nun hiernach die zweite, natriumhaltige Kultur durchmusterte, war ich über den gewaltigen Unterschied, der sich meinen

Augen darbot, ganz überrascht: Alle Eier waren sehr weit gefurcht, ja hatten vielleicht bereits die Furchung vollendet; überall war eine weite Furchungshöhle sichtbar und die Zellen begannen sich sogar bei den meisten bereits epithelartig abzuplatten.

Die dritte Kultur war zwar schlechter als die ausgezeichnete zweite, aber doch immer noch merklich besser als die natriumfreie. Es waren nämlich in ihr allerdings ebenso wie in der ersten Anomalien und in der Furchung zurückgebliebene Eier nicht selten, aber die Mehrzahl war doch weit, nämlich in ca. 32—64 Zellen getheilt und ließ größtentheils bereits die Furchungshöhle erkennen, ja bei manchen waren sogar, wie in der zweiten Kultur, die Zellen epithelartig gegen einander abgeplattet.

Einen ganz ausgezeichneten Eindruck machte die vierte Kultur mit 0,84% NaCl. Hier hatte nämlich bereits bei den meisten die epithelartige Abplattung der Zellen gegen einander begonnen. Die Kultur war also mindestens ebenso gut wie die zweite, ja übertraf dieselbe wohl gar noch etwas.

Die mit 36% Süßwasser verdünnte letzte Kultur endlich stand wieder hinter der vorhergehenden und auch der zweiten einigermaßen zurück, war aber ganz bedeutend besser als die erste, ja übertraf sogar die dritte Kultur, deren Mischung zwar dieselbe Konzentration, aber eine geringere Menge Kochsalz aufwies. Die Anordnung der Zellen zu einem epithelartigen Verbande war nämlich bereits bei einer ziemlich großen Anzahl im Gange; freilich fiel hierbei auf, dass dieselbe schon auf verhältnismäßig frühen Stadien (bereits bei ca. 32 Zellen!) beginnen konnte.

Die Kontrolleier in natürlichem Seewasser waren durchweg bei der epithelartigen Abplattung begriffen.

Meiner Ansicht nach hätte das unzweideutige Resultat, welches sich aus einer Vergleichung der fünf Kulturen ergibt, schon allein zum Beweis der Unentbehrlichkeit des Natriums für die Entwicklung hingereicht, auch wenn die Eier nunmehr in allen Kulturen abgestorben wären. Da dies nun aber nicht eintrat, sondern die Keime sich wenigstens theilweise weiter entwickelten, so kann natürlich unsere Beweisführung nur um so mehr an Sicherheit gewinnen.

Bei der Durchmusterung der Kulturen am folgenden Morgen 10 Uhr bot sich folgendes Bild dar:

In der natriumfreien Mischung waren alle Eier abgestorben und im Zerfallen begriffen. Man konnte an ihnen noch wahr-

nehmen, dass die Furchung nach der Durchmusterung am vorhergehenden Abend keine weiteren Fortschritte gemacht hatte. Allerhöchstens mochten bisweilen ca. 48 Zellen gebildet worden sein.

In der zweiten natriumhaltigen Kultur waren zwar auch die meisten Eier abgestorben und zwar auf dem Stadium, wo die epithelartige Abplattung, d. h. die Bildung der Blastulawand begann, aber die noch lebenden hatten es zu dickwandigen Blastulis gebracht, welche zwar ein trübes Blastocöl aufwiesen, aber trotzdem mit ihren Wimpern schlagend langsam in der Eihülle rotierten. Also ohne Natrium Furchung und zwar meist in abnormer Weise bis höchstens zum 48-Zellenstadium; mit Natrium dagegen nicht nur Beginn der Blastulawandbildung, sondern sogar Entstehung einiger wimpernder Larven!

In der dritten Kultur war gleichfalls die Mehrzahl der Keime abgestorben, doch immerhin noch eine ganze Anzahl lebender Blastulae mit dicker Wandung vorhanden, von denen die meisten noch in der Eihülle, einige aber schon außerhalb derselben waren. Das Blastocöl war meist mit einer trüben körnigen Masse angefüllt; da aber, wo es hell war, konnte man sehen, dass die Mesenchymbildung bereits im Gange war.

In der vierten Kultur fanden sich neben zerfallenen Eiern ebenfalls eine Anzahl lebender Blastulae außerhalb und innerhalb der Eihülle vor. Sofern das Blastocöl derselben nicht von einer trüben Masse erfüllt war, konnte man auch bei ihnen den Beginn der Mesenchymbildung konstatiren. Auffallend an den Larven war ihre Kleinheit, die von dem zu hohen Salzgehalt des umgebenden Mediums herrührt.

Die letzte Kultur endlich war die beste von allen, da sich in ihr sehr viele Blastulae von bedeutenderer Größe als jene in der vierten Kultur entweder bereits außerhalb der Eihülle oder noch innerhalb voranden. Eine ganze Anzahl derselben besaß ein vollkommen helles Blastocöl und in Folge dessen normales Aussehen. Die Bildung von Mesenchymzellen war auch bei ihnen bereits im Gange, doch darf man mit diesen Zellen nicht etwa solche verwechseln, welche bei der Blastulabildung zufällig nach innen gelangt oder auch an unrichtigen Orten nach innen abgeschnürt worden sind.

Die Blastulae in der zweiten und dritten Kultur entwickelten sich nun freilich nicht weiter, sondern waren wenigstens in der ersteren

am folgenden Tage, also am 24. Mai Nachmittags, alle abgestorben; die Larven in der vierten und fünften Kultur, deren Mischung mehr Kochsalz enthielt, ließen dagegen bereits am 23. Abends wenigstens den Beginn einer weiteren Differenzierung erkennen. In der vierten Kultur wiesen nämlich einzelne der hellen Larven den Ansatz zum Urdarm auf, und in der fünften war, wenn auch kein eigentlicher Urdarmansatz, so doch wenigstens häufig eine riesige Verdickung am vegetativen Pole vorhanden, welche andeutete, dass auch hier an der betreffenden Stelle intensivere Wachstumsprocesse stattfanden. Obgleich nun die kleinen Larven mit dem rudimentären Urdarm in der Folge nicht zu vollkommenen Gastrulis wurden, so weist doch auch diese Thatsache, dass sich die Eier in kochsalzreicheren Kulturen weiter entwickelten als in kochsalzärmeren, auf die Unentbehrlichkeit des Natriums für die normale Entwicklung der Seeigellarven hin.

Dieses Resultat wurde durch die Versuche mit Eiern von *Sphaerechinus*, welche gleichzeitig mit den *Echinus*-Kulturen am 22. Mai 12 30 p. m. angesetzt wurden, vollkommen bestätigt. Bei der Durchmusterung um 9 p. m. an demselben Tage stellte sich nämlich Folgendes heraus:

In der ersten Kultur waren die Eier in 8—16 Zellen getheilt¹⁾.

In der zweiten natriumhaltigen Kultur war dagegen die Furchung bedeutend weiter vorgeschritten. Man zählte 32 oder mehr (bis höchstens 64) Zellen, so dass häufig bereits die Furchungshöhle sichtbar wurde.

In der dritten verdünnten Mischung waren die Eier hinter denen der unverdünnten zweiten zwar zurück, da sie nur bis in ca. 32 Zellen getheilt waren, aber trotzdem waren sie den Eiern in der natriumfreien Lösung ziemlich bedeutend vorausgeeilt.

Die vierte Kultur mit der größeren Natriumdosis machte sogar noch einen besseren Eindruck als die zweite, da ihre Eier bereits dem Abfurchen nahe und in ca. 100 Zellen getheilt waren.

¹⁾ Nebenbei sei bemerkt, dass in den Lösungen mit $MgCl_2$ an Stelle von $NaCl$ die einzelnen Furchungszellen das Bestreben zeigen, sich äußerst dicht zusammenzupressen, weit mehr als dies in natürlichem Seewasser der Fall ist. Dieses abnorm enge Zusammenschließen wurde nicht nur in $MgCl_2$ -Kulturen ohne alles $NaCl$, sondern auch in solchen mit $NaCl$ -Zusatz, wofür die oben erwähnte zweite Kultur als Beispiel dienen kann, und selbst in verdünnten $MgCl_2$ -Lösungen, wie z. B. in der oben angeführten dritten Kultur beobachtet.

Nicht ganz so gut war die fünfte und letzte Kultur, die aber immerhin nicht nur in riesigem Maße die erste, sondern auch die zweite und dritte etwas übertraf, denn ihre Eier, die übrigens wegen der Verdünnung aufgedunsen waren und die Membran mehr als in der vierten Mischung ausfüllten, waren bereits in ca. 64 Zellen getheilt und ließen die Furchungshöhle deutlich erkennen.

Vergleichen wir die fünf Kulturen mit einander, so tritt ohne Weiteres der große Unterschied nicht nur zwischen der natriumfreien und der natriumhaltigen, sondern auch zwischen den natriumärmeren (Nr. 2 und 3) und den natriumreicheren (Nr. 4 und 5) deutlich hervor. Dieser Unterschied, ein schlagender Beweis für die Unentbehrlichkeit des Natriums, wurde am darauffolgenden Tage noch ausgesprochener.

In der ersten Kultur war am 23. Morgens seit der letzten Durchmusterung keine Weiterentwicklung eingetreten, es hatte vielmehr bereits der Zerfall der höchstens in 16 Zellen getheilten Eier begonnen.

In der zweiten Kultur war zwar ebenfalls der größere Theil auf späteren Stadien oder gar erst nach Ablauf der Furchung abgestorben und im Zerfall begriffen, die übrigen aber hatten es zu blastulaförmigen Keimen gebracht, welche noch in der Eihülle waren, nicht wimperten und meist ein vollkommen trübes Blastocöl besaßen, was ja unter abnormen Bedingungen keine Seltenheit ist.

In der dritten Kultur waren zwar derartige blastulaförmige Keime nicht entstanden, die Eier waren vielmehr vorher abgestorben, aber trotzdem reicht das Resultat vollkommen zum Beweis aus, dass die bessere Entwicklung der zweiten Kultur nicht an der durch den Kochsalzzusatz herbeigeführten Erhöhung der Konzentration der Versuchsmischung, sondern eben an diesem Salze selbst liegt, da sich die Eier in der dritten Kultur viel weiter entwickelt hatten als in der ersten, obgleich beide mit einer gleich konzentrierten Mischung angesetzt worden waren. Ob der Unterschied zwischen dem zweiten und dritten Versuche auf die Verdünnung der Mischung zurückzuführen ist oder nicht, mag dahingestellt bleiben, da diese Frage für unseren Zweck keine Bedeutung hat.

Einen ganz überraschenden Eindruck, der denjenigen von der zweiten Kultur weit übertraf, machte die vierte. Hier hatten es nämlich fast alle Eier zu blastulaförmigen Keimen gebracht, die freilich noch nicht wimperten und außerdem ein trübes Aussehen aufwiesen.

Auch in der letzten Kultur waren aus fast allen Eiern

Blastulae hervorgegangen; wegen der Wasserverdünnung waren dieselben von bedeutenderer Größe als in Nr. 4 und besaßen außerdem ein besseres, helleres Aussehen. Die Kontrolleier in natürlichem Seewasser hatten sich in derselben Zeit zu freischwimmenden normalen Blastulis entwickelt.

Am 24. Mai Nachmittags waren nur noch in den beiden letzten Kulturen mit der größten Menge Natrium Larven am Leben, aber auch diese ließen keinen Ansatz zur Urdarmbildung erkennen, welche höchstens durch eine Verdickung am vegetativen Pole angedeutet war.

So sind wir also auch mit den Eiern von *Sphaerechinus* zu dem Resultate gekommen, dass die Entwicklung in natriumhaltigen Lösungen weiter geht als in natriumfreien, in denen sie eben nur beginnt, und dass in natriumreichen das Erreichen eines späteren Stadiums der Ausbildung möglich ist als in natriumarmen; beides Thatsachen, welche mit Nachdruck für die Unentbehrlichkeit dieses Metalls sprechen.

Selbstverständlich sind die oben erwähnten Kulturen nicht die einzigen, welche ich zur Prüfung der Frage nach der Unentbehrlichkeit des Natriums angestellt habe; denselben gingen vielmehr fünf andere Versuchsserien mit Eiern von *Sphaerechinus* voraus. Ich will aus denselben nur noch eine Thatsache herausgreifen, welche ich dreimal in Kulturen konstatiren konnte, welche folgende Zusammensetzung hatten: 3% MgCl_2 ; 0,07% KCl ; 0,26% MgSO_4 ; 0,1% CaSO_4 ; CaHPO_4 ; $\text{CaCO}_3 + 1,34\% \text{NaCl}$.

Die Eier von *Sphaerechinus* entwickelten sich nämlich in einer solchen Mischung nicht nur zu Blastulis, sondern es bekamen auch die hellsten und gesündesten der Larven einen Urdarm, der allerdings meist recht rudimentär blieb und in keinem Falle eine derartige Länge erreichte, dass er bis an die gegenüberliegende Körperwand reichte. Die Größe solcher Larven stand wegen des zu hohen Salzgehaltes des umgebenden Mediums hinter der normaler Larven zurück, von denen sie sich auch dadurch unterschieden, dass ihr Quermesser größer als ihr Längsmesser war, ein Verhältnis, welches bei normalen Gastrulis gerade umgekehrt ist.

Wie aus der obenstehenden Angabe der Zusammensetzung jener Lösung, in der sich *Sphaerechinus*-Eier mitunter bis zu kleinen Gastrulis ziehen lassen, ersichtlich ist, unterscheidet sich dieselbe nur dadurch von den Lösungen der oben genau geschilderten Versuchsserie, dass sie mehr Natrium enthält. Also lehrt auch diese

Thatsache wieder, was wir bereits oben erfuhren, nämlich, dass mit zunehmendem Natriumgehalt der Versuchsmischung die Entwicklung der Seeigeleier in ihr weiter geht, auch wenn der Chlormagnesiumgehalt derselbe bleibt.

Ich will die Aufzählung des Beweismaterials für die Unentbehrlichkeit des Natriums mit der Schilderung einiger Versuche abschließen, welche nicht mit befruchteten Eiern, sondern mit Larven angestellt wurden, die in natürlichem Seewasser aufgezogen worden waren.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Da die Herstellung der Versuchsmischung, welche wir zum Nachweis der Unentbehrlichkeit des Natriums nothwendig haben, eine ziemlich lange Zeit in Anspruch nimmt, so habe ich mich in diesem Abschnitte darauf beschränkt, nur mit Blastulis Versuche anzustellen. Von den hierbei verwendeten Mischungen enthielt die natriumfreie: 3% MgCl_2 ; 0,07% KCl , 0,26 MgSO_4 , 0,1% CaSO_4 , CaHPO_4 und CaCO_3 .

Zu der zweiten, natriumhaltigen Kultur wurde dieselbe Lösung, jedoch unter Zusatz von 1,34% NaCl benutzt, und

die dritte Mischung endlich enthielt zwar ebenfalls einen gleich großen Zusatz von Kochsalz, war aber durch Zusatz von Süßwasser annähernd auf die Konzentration der ersten herabgesetzt worden.

In die zweite und dritte Kultur wurden nun am 24./2. 1896 Nachmittags 5 $\frac{1}{4}$ 24 Stunden alte Blastulae von *Sphaerechinus* gebracht, welche die Eihülle verlassen hatten, aber noch keine Spur einer weiteren Differenzirung aufwiesen. Die erste natriumfreie Mischung blieb am 24./2. noch frei von Larven. Erst am 25. Mittags wurden solche in die Lösung gebracht und zwar aus derselben Zucht, aus der die Blastulae stammen, die zu Nr. 2 und 3 verwendet worden waren. Die Larven waren zwar in der Zeit noch keine Gastrulae geworden, sie besaßen aber Mesenchymzellen und eine stark verdickte Urdarmplatte, welche das erste Anzeichen der Gastrulabildung darstellt.

Es liegt auf der Hand, dass gerade die gewählte Versuchsanordnung zum Nachweis der Unentbehrlichkeit des Natriums besonders geeignet ist. Die natriumfreie Kultur befindet sich nämlich den anderen beiden gegenüber in einem wesentlichen Vortheil, weil ihre Larven länger in natürlichem Seewasser geblieben und in Folge dessen auf einem späteren Stadium in die Versuchsmischung über-

führt worden sind als die Blastulae, welche zu Nr. 2 und 3 verwendet wurden. Sollte es sich nun trotz alledem herausstellen, dass in den beiden letzteren Kulturen die Larven doch länger am Leben bleiben und sich weiter ausbilden als jene in der ersten Mischung, so wäre natürlich durch dieses Resultat die Unentbehrlichkeit des Natriums um so schlagender bewiesen. Und so kam es in der That.

Am 26. Nachmittags war nämlich an den Larven in der ersten, natriumfreien Kultur noch nichts von einer weiteren Differenzierung zu bemerken, und auch an den darauffolgenden Tagen war keine Spur einer solchen zu konstatiren, obgleich die Larven verhältnismäßig lange am Leben blieben; viel länger, als dies mit ungefurchten Eiern in natriumfreien Mischungen der Fall ist. Erst am 29. Morgens war nämlich die ganze Kultur ausgestorben.

Im Gegensatz hierzu zeigten die Larven in der zweiten natriumhaltigen Mischung bereits am 26. den Beginn der Gastrulation. Dieselbe verlief zwar auch während der folgenden Tage nicht bis zu Ende, es kam aber doch wenigstens zur Bildung von Gastrulis mit kurzem Urdarm, welche länger als die Blastulae in der natriumfreien Lösung am Leben blieben, obwohl es sich deutlich zu erkennen gab, dass das sie umgebende Medium einen zu hohen osmotischen Druck besaß. Dies äußerte sich daran, dass die Larven nicht nur nicht an Größe zunahmen, sondern auch allmählich immer kleiner wurden und zusammenschrumpften. Trotz dieses schädigenden Einflusses der zu hohen Konzentration waren aber selbst noch am 4. März Nachmittags einige wenige Larven am Leben. Dieselben hatten also die Blastulae in der natriumfreien Mischung um ca. 4 Tage überlebt.

Auch in der dritten verdünnten Mischung kam es im Gegensatz zur ersteren zur Bildung von Gastrulis mit kurzem Urdarm, der jedoch nicht immer nach innen, sondern bei manchen auch nach außen gewachsen war. Da sich die Larven in einer Flüssigkeit von geringerer Konzentration als jene in der zweiten Kultur befanden, so übertrafen sie die letzteren an Größe und zwar trat diese Differenz bereits am 25. Februar, also am Tage nach Beginn des Versuches etwas hervor, wenn sie auch an den folgenden Tagen wegen des Kleinerwerdens der Larven in der zweiten Kultur noch ausgeprägter wurde. Von den schönen großen Larven waren selbst am 4. März, als ich die Kultur zum letzten Male durchmusterte und den Versuch abbrach, noch einige am Leben; dieselben hatten also ebenso wie jene in der zweiten Versuchsmischung volle vier Tage

länger gelebt als die Blastulae in der ersten, natriumfreien Lösung.

Da nun dieses Schicksal der Zucht in der dritten verdünnten Lösung die Annahme vollkommen zurückweist, dass der Tod und der Entwicklungsstillstand der Larven in der natriumfreien Kultur wegen zu geringer Konzentration des verwandten Gemisches erfolgt sei, so ist also auch für die Blastulae von *Sphaerechinus* die Unentbehrlichkeit des Natriums bewiesen.

5. Die Unentbehrlichkeit des Kaliums.

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

Sehr einfach und sehr deutlich lässt sich die Unentbehrlichkeit des Kaliums nachweisen, da dasselbe nur in geringer Menge im Meerwasser enthalten ist und bei der Herstellung künstlicher Mischungen desshalb einfach weggelassen kann, ohne dass man zu fürchten braucht, dass die hierdurch herbeigeführte Verminderung der Konzentration von irgend welchem nachtheiligen Einfluss auf die Entwicklung der Eier ist.

Durch zwei Parallelkulturen vom 22. December 1895 wurde ich zum ersten Male auf die unumgänglich nothwendige Anwesenheit des Kaliums im Meerwasser aufmerksam gemacht. Desshalb mögen gerade sie zur Schilderung der Entwicklung der Seeigeleier mit und ohne Kalium dienen.

Die erste Versuchsmischung enthielt folgende Salze: 3% NaCl; 0,26% $MgSO_4$; 0,4% $MgCl_2$; 0,1% $CaSO_4$; $CaHPO_4$ und $CaCO_3$ ¹⁾, jedoch kein Kalium.

Letzteres war dagegen in einer Quantität von 0,07% KCl in der zweiten Parallelkultur vorhanden, die im Übrigen ganz dieselbe Zusammensetzung wie die erste aufwies.

Das Schicksal der Eier von *Sphaerechinus*, welche am genannten Tage Nachmittags 3³/₄ Uhr in diese Mischungen gebracht worden waren, war nun folgendes:

Am darauffolgenden Morgen waren in der kaliumhaltigen Kultur normale Blastulae mit vacuoliger Wandung vorhanden, die zum Theil die Eihülle bereits verlassen hatten, zum Theil aber auch noch innerhalb derselben waren; in der kaliumfreien

¹⁾ Es kamen die gewöhnlichen, nicht die »garantirt reinen« MERCK'schen Salze zur Verwendung.

Mischung dagegen war von derartigen normal aussehenden Larven nicht eine zu finden. Die Furchung hatte zwar auch hier stattgefunden, ja es waren sogar blastulaartige, noch in der Eihülle befindliche Keime entstanden, die sich jedoch durch ihr trübes Aussehen, ihre dicke, kompakte nicht vacuolige Wandung, ihr kleineres, ja bisweilen gänzlich reducirtes Blastocöl und ihre geringere Größe auffallend von normalen Blastulis unterschieden. Eine Weiterentwicklung dieser kleinen blastulaförmigen Keime, von denen Fig. 16 ein Bild giebt, wurde nicht konstatiert. Am 24. December waren sie noch genau so beschaffen wie am Tage vorher und am 25. December waren sie zerfallen.

Die Blastulae aus der kaliumhaltigen Kultur (Fig. 17) dagegen entwickelten sich in normaler Weise weiter und erreichten am 27. das Pluteusstadium.

Auch die anderen Kulturen, welche ich zur Entscheidung der gleichen Frage mit Eiern von *Sphaerechinus* anstellte, lieferten dasselbe Resultat zu Tage. Immer kam es in der kaliumhaltigen Mischung zur Bildung von Pluteis, in der kaliumfreien dagegen nur zur Entstehung kleiner, dickwandiger, blastulaförmiger Keime, die sich nie weiter entwickelten. Die Unentbehrlichkeit des Kaliums für die normale Entwicklung der *Sphaerechinus*-Eier ist also somit schlagend bewiesen.

Die weiteren Versuche, welche ich vergleichshalber mit Eiern von *Echinus microtuberculatus* anstellte, ergaben im Princip nicht nur das gleiche Ergebnis, sondern ließen sogar das Kaliumbedürfnis in noch frappanterer Weise hervortreten. In den kaliumfreien Kulturen kam es hier nämlich nicht einmal zur Bildung von blastulaförmigen Keimen wie in den *Sphaerechinus*-Zuchten, sondern es starben die Eier — wie durch wiederholte Versuche festgestellt wurde — bereits während der Furchung ab. Da mir diese Thatsache in verschiedener Hinsicht von ziemlicher Wichtigkeit zu sein scheint, so will ich nicht unterlassen, ihre Richtigkeit durch Wiedergabe eines Versuchsprotokolls zu beweisen.

Am 9. Mai 1896 10 25 a. m. wurden eben befruchtete *Echinus*-Eier in eine kaliumfreie Seewassermischung gebracht.

Als um 12 10 p. m., also nach ca. 2 Stunden die Kultur wieder durchmustert wurde, hatten sich die meisten in 2, manche auch bereits in 4 Zellen getheilt oder waren wenigstens im Begriffe, Letzteres zu thun. Nur einige waren ungefurcht geblieben, aber auch in diesen

konnte man die erste Furchungsspindel oder auch bereits 2 getrennte Kerne bemerken. Von den Kontrolleiern waren die allermeisten bereits in 4 Furchungskugeln zerfallen; es war also bereits nach ca. 2 Stunden ein deutlicher Unterschied zwischen kaliumfreiem und kaliumhaltigem Wasser vorhanden.

Um 2 p. m. war dieser Unterschied noch weit auffallender geworden. Während nämlich die Eier in der Kontrolle meist in 32 Zellen getheilt waren, ergab die Durchmusterung der kaliumfreien Kultur Folgendes: Die unfurcht gebliebenen Eier wiesen im Innern in deutlicher Weise meist mehrere Kerne auf und zwar wurden 2, 3, 4 oder auch 5 gezählt. Auch bei den zahlreichen Zweistadien war Kerntheilung ohne Zelltheilung eingetreten, so dass in einer Zelle bis zu 8 Kerne vorkommen konnten. Der kleinere Theil der Eier hatte sich in mehr als 2 Zellen getheilt, doch war dies meist in mehr oder weniger abnormer Weise geschehen. Stadien von 16 oder einigen mehr Zellen (höchstens 24) waren selten und besaßen noch dazu einen abnormen Habitus.

Vier Stunden darauf wurde die Kultur zum letzten Male durchmustert. Es stellte sich hierbei heraus, dass die Furchung seit 2 Uhr keine weiteren Fortschritte gemacht hatte, sondern die Eier abgestorben und bereits in Zerfall begriffen waren, während sich die Eier in der Kontrollkultur zur Bildung der Blastula anschickten.

Die Eier von *Echinus* sterben also in einer kaliumfreien Mischung bereits auf frühen Furchungsstadien ab, während die von *Sphaerechinus* sich unter gleichen Bedingungen bis zu Ende furchen und sogar blastulaförmigen Keimen den Ursprung geben. Woran liegt dieser Unterschied? Vielleicht daran, dass die *Sphaerechinus*-Eier weniger Kalium zur Furchung bedürfen als die Eier von *Echinus*, und dass ihnen diese geringe Menge als Verunreinigung des zu den Versuchen verwendeten Chlornatriums in der Lösung zur Verfügung steht? Träfe diese Vermuthung das Richtige, so müssten wir offenbar ein anderes Resultat erhalten, wenn wir zu den kaliumfreien Zuchten an Stelle der gewöhnlichen MERCK'schen Salze die »garantirt reinen« verwenden würden. Ich konnte jedoch bei meinen Versuchen keinen merklichen Unterschied zwischen den kaliumfreien Mischungen mit den gewöhnlichen Salzen und den kaliumfreien mit den »garantirt reinen« entdecken. Der Grund für das verschiedene Verhalten der Eier der beiden Seeigel in Kulturen ohne Kalium scheint mir in Folge dessen anderswo gesucht werden zu müssen.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Ebenso deutlich wie mit ungefurchten Eiern ließ sich auch mit späteren Entwicklungsstadien die Nothwendigkeit des Kaliums nachweisen.

Am 29./3. 1897 11 50 waren Blastulae von *Sphaerechinus*, welche die Eihaut noch nicht verlassen hatten, in eine kaliumfreie Mischung und in dieselbe Mischung mit nachträglichem Kaliumzusatz gebracht worden. Das kaliumfreie Seewassergemisch war aus den chemisch-reinen MERCK'schen Salzen hergestellt worden und besaß folgende Zusammensetzung: 3 % NaCl, 0,5 % MgSO₄, 0,1 % CaSO₄, Ca₃P₂O₈, CaCO₃ und FeCO₃.

Am 30./3. 5 p. m. waren die meisten Larven in der kaliumfreien Kultur am Leben; sie waren kleiner als normale Blastulae, lagen bewegungslos am Boden und hatten Mesenchym, aber noch keinen Urdarm erhalten. In der Mischung mit Kalium schwammen dagegen bereits gesunde, ausgebildete Gastrulae mit Dreistrahlern umher. Letztere hatten sich am darauffolgenden Tage bereits zu Larven von Pluteusorganisation mit angedeuteter Darmgliederung und kurzen Fortsätzen umgewandelt, während die kleinen, trüben Larven in der Zucht ohne Kalium höchstens einen kurzen Urdarmansatz bekommen hatten, der noch dazu nicht normal aussah, sondern schmal und kränklich war. Weiter gedieh die Entwicklung bei den kleinen kränklichen Larven nicht. — Am 2./4. 5 p. m. waren bereits fast alle zerfallen und nur noch etwa zehn kränkliche Larven im Versuchsgefäß vorhanden, während die Pluteuslarven der kaliumhaltigen Kultur noch alle am Leben waren. Die Anwesenheit von Kalium im umgebenden Medium ist in Folge dessen mit Sicherheit auch für die Weiterentwicklung der Blastulae von *Sphaerechinus* unumgänglich nothwendig.

Dasselbe Resultat lieferten Versuche vom 28./3. und 29./3. 1897 mit Larven zu Tage, welche bei der Gastrulation begriffen waren resp. dieselbe bereits vollendet hatten. Letztere, also ausgebildete Gastrulae mit abgeflachter künftiger Mundseite und Dreistrahlern wurden am 29./3. 11³/₄ a. m. in die beiden Mischungen ohne und mit Kalium gebracht. Bereits am folgenden Tage waren in der ersteren die allermeisten Larven todt und zerfallen und nur noch ganz wenige, große helle Gastrulae vorhanden, während die Larven in der kaliumhaltigen Zucht bereits zu jungen Pluteis geworden waren. Auch am 31./3. waren noch einige wenige Gastrulae

in der Mischung ohne Kalium zu finden. Dieselben ließen eine ganz schwach angedeutete Abgliederung des Vorderdarmes erkennen, im Übrigen hatten sie sich aber nicht weiter entwickelt. Am 1./4. endlich war in der kaliumfreien Zucht Alles zerfallen, während die Pluteuslarven in der kaliumhaltigen am Leben waren und es auch an den folgenden Tagen blieben.

Selbst bei den Versuchen mit ausgebildeten Pluteis von *Sphaerechinus* stellte es sich heraus, dass das Kalium zur Lebenserhaltung derselben unbedingt nothwendig ist. Die Larven waren am 28./3. 9³/₄ p. m. in die beiden Mischungen ohne und mit Kalium gebracht worden. Bereits am 29./3. 5¹/₄ p. m. ließ sich in der ersteren der Beginn des Absterbens der Larven konstatiren, von denen am 30./3. 5 p. m. bereits die allermeisten ganz zerfallen und die übrigen im Zerfall begriffen waren. Am 31./3. 5 p. m. war in der kaliumfreien Mischung keine einzige Larve mehr vorhanden, während die Plutei in der kaliumhaltigen Zucht noch vollkommen munter waren. Die allermeisten waren dies selbst noch am 5./4. 6¹/₂ p. m., doch war jetzt der Darm in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr schön aufgebläht, sondern zusammengefallen. Die Plutei blieben also in der kaliumhaltigen Mischung bedeutend länger am Leben als in der kaliumfreien, eine Thatsache, welche mit Nachdruck auf die Unentbehrlichkeit dieses Metalls auch für diese Larvenform von *Sphaerechinus* hinweist.

Sehr schlagende Ergebnisse lieferten auch die Versuche mit verschiedenen Larvenstadien von *Echinus* zu Tage, auf die auch noch kurz eingegangen sein möge. Ich verwandte zu ihnen Mischungen, welche mit den garantirt reinen MERCK'schen Salzen zubereitet worden waren.

Am 29./1. 1897 10 15 a. m. brachte ich Blastulae ohne Mesenchym in eine Mischung ohne und in eine solche mit Kalium. Letztere war so hergestellt worden, dass zu der kaliumfreien Lösung nachträglich das fehlende Kaliumquantum zugesetzt worden war. Am 30. 5³/₄ p. m. waren die Larven in der Zucht ohne Kalium noch am Leben, ja hatten sich sogar etwas weiter entwickelt, denn sie wiesen Mesenchymzellen und einen kurzen Urdarmansatz auf; in der kaliumhaltigen Mischung aber war die Entwicklung viel weiter gediehen, denn es waren in ihr bereits ausgebildete Gastrulae mit abgeflachter Mundseite und zum Theil mit Dreistrahlern vorhanden. Die letzteren hatten am darauffolgenden Tage Vorder-, Mittel- und Enddarm durch Gliederung des Urdarmes bekommen, ja waren sogar

zum größten Theil bereits im Besitz des definitiven Mundes. In der kaliumfreien Zucht waren dagegen alle Larven zerfallen.

Auch die Gastrulae, welche am 27./1. 250 in die beiden Mischungen ohne und mit Kalium gebracht worden waren, entwickelten sich in der ersteren ein wenig weiter. Die Larven besaßen, als sie in die Mischungen gebracht wurden, einen langen Urdarm, der sich zum Theil bereits mit seinem freien Ende an die zukünftige Mundseite angelegt hatte; von einer Mundeinsenkung war jedoch noch nicht die Spur zu sehen. Eine solche war jedoch am 28./1. 6 p. m. bei manchen vorhanden, ohne freilich mit dem Darne bereits verschmolzen zu sein. Die Gliederung des Urdarmes und die Größenzunahme der Skeletnadeln war unterblieben, doch hatten sich diese Prozesse in der Mischung mit Kalium vollzogen, so dass also hier bereits Larven mit vollständigem Pluteusdarm und zum Theil bereits mit spitzem Scheiteltheil vorhanden waren. Vom 28. an trat vollständiger Entwicklungsstillstand in der Zucht ohne Kalium ein, am 29. zeigten sich überall Degenerationerscheinungen und am folgenden Tage waren fast alle Larven zerfallen, während in der kaliumhaltigen Mischung die Pluteuslarven noch am Leben waren.

Endlich wurden am 27./1. 3 p. m. auch ausgebildete Plutei von *Echinus* in die beiden Versuchsmischungen ohne und mit Kalium gebracht. Bereits um folgenden Tage machten sich an den Larven der ersten Zucht Degenerationerscheinungen an den Fortsätzen und an dem Wimperring bemerkbar; außerdem war der Darm nicht mehr so aufgebläht wie zuvor, sondern im Gegentheil oft recht auffallend zusammengefallen. In der kaliumhaltigen Kultur dagegen sahen die Plutei noch wie am Tage vorher aus und sie thaten dies auch noch am 29./1. 6 p. m., als in der kaliumfreien Zucht fast alle bereits zerfallen und die übrigen in der Auflösung begriffen waren. Auch an den beiden folgenden Tagen blieben die Larven in dem Gefäß mit Kalium noch am Leben und sie wären es auch noch länger geblieben, wenn der Versuch als entschieden nicht abgebrochen worden wäre.

Somit wäre also auf das Deutlichste die Nothwendigkeit des Kaliums auch für die späteren Entwicklungsstadien, ja selbst für die vierarmigen Plutei der Seeigel bewiesen.

C. Versuche mit Eiern und späteren Entwicklungsstadien einiger anderer Seethiere.

Ein so reiches Thatfachenmaterial wie oben im Kapitel über die Nothwendigkeit des Phosphor kann ich in diesem Abschnitte zwar nicht anführen, da die Zahl meiner Experimente nicht sehr groß ist; immerhin genügen letztere zu dem Nachweis vollkommen, dass auch für die Entwicklung und Lebenserhaltung einiger anderer Seethiere, die im System sehr weit aus einander stehen, die Anwesenheit des Kaliums im umgebenden Medium eine Nothwendigkeit ist.

Am 10./12. 1896 6 $\frac{1}{4}$ p. m. brachte ich befruchtete Eier von *Asterias glacialis* in zwei künstliche Seewassermischungen, von denen die eine kaliumfrei war, die andere dagegen 0,07% davon enthielt. Am folgenden Morgen stellte es sich bei der Durchmusterung heraus, dass sich die Eier sehr weit gefurcht hatten, so dass Keime mit epithelartiger Wandung vorhanden waren. Auffallend war, dass zwischen den epithelartig angeordneten Zellen häufig größere oder kleinere Lücken vorkamen. Die Kultur mit Kalium war ganz bedeutend besser, da sich in ihr neben Anomalien viele normale Blastulae vorfanden, welche die Eihülle noch nicht verlassen hatten. Am 12./12. 11 $\frac{3}{4}$ a. m. waren in der Mischung ohne Kalium in manchen Eihüllen Blastulae mit ganz trübem Blastocöl vorhanden, die zum Theil nur aus einem Theil des Furchungszellenmaterials hervorgegangen waren; alle übrigen Eier waren dagegen zerfallen. In der kaliumhaltigen Kultur waren jetzt bereits normale langgestreckte Gastrulae vorhanden. Aus den letzteren entwickelten sich während der folgenden Tage normale Bipinnarien, während die Zucht ohne Kalium bereits am 14./12. Morgens vollkommen abgestorben war, ohne dass eine einzige Larve das Blastulastadium überschritten hatte. Somit hat sich also auch bei den Asteriden das Kalium als eine nothwendige Bedingung für die normale Entwicklung der Larven herausgestellt, eine Thatfache, die mir übrigens bereits im Fröhjahr 1896 durch zwei andere Versuchsreihen bekannt geworden war.

Die gleichen Mischungen ohne und mit Kalium, welche zu den als Beispiele angeführten Kulturen von *Asterias* verwendet worden waren, hatte ich auch am 7./12. 1896 zu Versuchen mit Planulis von *Cotylorhiza* benutzt. Die Larven befanden sich zum größten Theil noch innerhalb der Eihülle, zum kleineren hatten sie dieselbe bereits verlassen. Die Längsstreckung der Larven war noch nicht einge-

treten, sie waren noch von runder Form, als sie am genannten Tage 6 p. m. in die Versuchsmischungen gebracht wurden.

Nach sieben Tagen waren in der kaliumhaltigen Zucht sehr große Mengen von Scyphostomen vorhanden, welche an der Oberflächenschicht des Wassers und am Grunde des Gefäßes saßen. Die Planulae hatten sich also in der Zwischenzeit in die Länge gestreckt, die typische innere Organisation eines Scyphostomapolypen ausgebildet und an der Mundscheibe einen Kranz von Tentakeln erhalten. In der kaliumfreien Mischung war jedoch während der Zeit die Entwicklung nicht weiter gegangen, sondern stehen geblieben, und die Larven allmählich abgestorben, so dass am 14./12. keine einzige mehr am Leben war, während in der Zucht mit Kalium noch am 3./1. 1897 sehr viele Scyphostomen vorhanden waren.

Endlich will ich noch kurz der Versuche gedenken, welche am 25./1. 1897 12 15 p. m. mit ausgewachsenen Exemplaren von *Amphioxus lanceolatus* angestellt wurden. Es kamen je drei Individuen, nachdem sie vorher mit Fließpapier abgetrocknet worden waren, erstens in eine kaliumfreie Mischung und zweitens in dieselbe Lösung mit nachträglichem Zusatz von 0,07% KCl. In der ersteren waren die Thiere bereits am folgenden Tage matt, sie reagierten nur noch, wenn man sie mit einer Pincette kniff. Am 27./1. 2 p. m. war das erste Exemplar todt, und am 29./1. alle drei. Die Thiere in der kaliumhaltigen Mischung waren dagegen an diesem Tage noch alle drei munter; das erste von ihnen starb am 1./2. und das letzte erst am 5./2. Letzteres hatte also 8 Tage länger gelebt als das widerstandsfähigste der kaliumfreien Kultur.

6. Die Unentbehrlichkeit des Magnesiums.

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

Auf nicht so frühen Stadien wie die Unentbehrlichkeit des Kaliums macht sich jene des Magnesiums geltend, doch lässt sich dieselbe trotz alledem in deutlicher Weise demonstrieren, wie das Schicksal folgender zwei Parallelkulturen beweist.

Zu der ersten von diesen wurde eine künstliche Seewassermischung verwandt, welche alle Salze bis auf die des Magnesiums enthielt, während bei dem Parallelversuch zu der gleichen Mischung 0,32% $MgCl_2$ und 0,26% $MgSO_4$ zugefügt wurden. Die beiden Versuche wurden am 21. Januar 1896 2³/₄ p. m. begonnen, und zwar wurden Eier von *Sphaerechinus* zu ihnen verwandt.

Am darauffolgenden Tage fanden sich in beiden Kulturen Blastulae vor, welche eine vacuolige Wandung aufwiesen, also normalen Larven gleichen Alters glichen.

Am 23. Nachmittags 2 $\frac{1}{2}$ hatte sich an den Blastulis noch keine weitere Veränderung vollzogen, als dass Mesenchym gebildet worden war. Ein Unterschied zwischen der magnesiumfreien und magnesiumhaltigen Kultur war auch jetzt noch nicht vorhanden.

Derselbe machte sich jedoch am 24. Nachmittags geltend. Die Gastrulation war nämlich nunmehr zwar in beiden Mischungen im Gange, aber in der magnesiumhaltigen im Durchschnitt bereits etwas weiter gediehen, da es hier bereits ein Theil der Larven zu Gastrulis mit langem Urdarm und großen Dreistrahlern gebracht hatte.

Am folgenden Tage waren in der magnesiumhaltigen Kultur vollständig ausgebildete Gastrulae mit abgeflachter Mundseite und mit Dreistrahlern vorhanden, die bisweilen bereits die Ansätze der Armstützen aufwiesen. In der magnesiumfreien waren zwar auch einige Larven zu ausgebildeten Gastrulis geworden, aber trotzdem war das Zurückbleiben hinter der magnesiumhaltigen Kultur nicht zu verkennen, und zwar äußerte sich dasselbe nicht nur in der Ausbildung des Urdarmes, sondern auch in der Entwicklung der Kalknadeln.

Am 26. Januar waren in der magnesiumhaltigen Kultur bereits einige junge Plutei mit definitivem Mund, schwach dreigliedrigem Darm und kurzen Fortsätzen vorhanden. In der magnesiumfreien dagegen ließen nur einige wenige den Beginn der Darmgliederung erkennen, aber auch diese besaßen noch keinen Mund und ermangelten auch äußerlich noch ganz der Gestalt des Anfangsstadiums der Pluteusbildung, da ihr Kalkgerüst rudimentär und in Folge dessen ihre Form rund geblieben war.

Am folgenden Tage schwammen in dem Versuchsgefäß mit Magnesiumzusatz ausgebildete Plutei, mit dreigliedrigem, typisch aufgeblähtem Darm und mit den charakteristischen Fortsätzen umher, in dem magnesiumfreien Wasser war dagegen keine einzige solche Larve zu finden. Die Darmgliederung war zwar wenigstens angedeutet und der Wimperring gebildet worden, zur Entstehung einer normalen¹⁾ Mundeinsenkung war es aber nirgends gekommen. Außerdem war das Kalkgerüst stets

¹⁾ Vereinzelt fand sich ein Exostomodäum vor, dessen Entstehung freilich nicht gerade an dem Magnesiummangel zu liegen braucht.

rudimentär geblieben, und selbst diese Rudimente waren nicht in normaler Weise ausgebildet.

Eine Weiterentwicklung der zurückgebliebenen Larven in der magnesiumfreien Kultur konnte während der folgenden Tage nicht konstatiert werden. Seit dem 27. war bei ihnen vollkommener Entwicklungsstillstand eingetreten. Noch am 31. Januar bot die Kultur — von den bereits eingetretenen Rückbildungserscheinungen abgesehen — denselben Thatbestand dar.

Durch dieses Schicksal der magnesiumfreien im Gegensatz zur magnesiumhaltigen Kultur ist also die Unentbehrlichkeit des Magnesiums für die normale Ausgestaltung der Pluteuslarven bewiesen, freilich unter der Voraussetzung, dass die befolgte Methode der Beweisführung vollkommen einwandfrei ist. Letzteres ist nun aber in der That der Fall, wie folgende Auseinandersetzungen ergeben:

Von den beiden allein möglichen Einwänden, die man erheben könnte, besteht der erste darin, dass man für die mangelhafte Entwicklung der Larven in der magnesiumfreien Mischung nicht das Fehlen der Magnesiasalze, sondern die dadurch herbeigeführte verminderte Konzentration verantwortlich macht. Hierauf ist Folgendes zu erwidern: Die Salze des Magnesiums machen etwas weniger als $\frac{1}{6}$, in dem unseren künstlichen Mischungen als Typus zu Grunde gelegtem Seewasser sogar nur $\frac{2}{13}$ des gesamten Salzgehaltes aus; man kann aber das Meerwasser nicht nur mit einem $\frac{1}{6}$, sondern mit einem $\frac{1}{3}$ seines Volumens mit Süßwasser verdünnen, ohne damit die Entstehung von Pluteis zu verhindern; die Verminderung des Salzgehaltes um nur $\frac{1}{6}$ kann demnach nicht der Grund für die oben konstatierte Entwicklungshemmung in der magnesiumfreien Mischung sein.

Es bleibt also nun noch der zweite Einwand übrig, der die mangelhafte Entwicklung in magnesiumfreiem Medium auf den Mangel einer genügenden Menge Schwefel zurückführen will. Letzterer ist ja — wie wir oben sahen, — ebenfalls zur normalen Entwicklung unentbehrlich und seine Quantität ist in der That durch den Wegfall des Magnesiumsulfates vermindert worden. Wir haben nun aber oben (pag. 692) auf experimentellem Wege festgestellt, dass das schwefelsaure Calcium, welches ja auch in unserer magnesiumfreien Lösung nicht fehlte, allein zur Deckung des Schwefel- resp. Sulfatbedürfnisses der Seeigellarven ausreicht; der zweite der beiden möglichen Einwände wäre also hiermit ebenfalls widerlegt.

Zum Überfluss habe ich aber auch noch einige Versuche ange-

stellt, bei denen 0,26% MgSO_4 durch 0,15% Na_2SO_4 vertreten war. Letztere Menge wurde gerade desswegen genommen, weil ihre Lösung nach Berechnung mittels der DE VRIES'schen isotonischen Koeffizienten annähernd mit einer solchen von 0,26% MgSO_4 isotonisch ist. Es liegt auf der Hand, dass durch diesen Ersatz des Magnesiumsulfates durch schwefelsaures Natrium, dessen Unschädlichkeit in dieser geringen Menge mir durch andere Versuche bekannt geworden war, nicht nur der zweite, sondern auch der erste der beiden oben erwähnten Einwände widerlegt wird, da die durch das allerdings noch fehlende und nicht ersetzte Chlormagnesium herbeigeführte Verminderung der Konzentration gar nicht in Betracht kommt.

Die Entwicklung der Eier von *Sphaerechinus* verlief nun in dieser magnesiumfreien, aber Na_2SO_4 -haltigen Lösung ganz ebenso wie oben ohne Zusatz dieses letzteren Salzes. Die Entwicklung blieb nämlich auch in ihr während der Ausbildung des Darmes und des Kalkgerüsts stillestehen, so dass Larven, wie sie in Fig. 18 und 19¹⁾ dargestellt sind, ungefähr den Höhepunkt der erreichten Differenzirung repräsentiren. Wie man sieht, besitzen dieselben einen Darm, dessen Gliederung in Vorder-, Mittel- und Enddarm wenigstens angedeutet ist, sie lassen ferner den Wimperring erkennen und haben ein rudimentäres und noch dazu abnorm entwickeltes Kalkgerüst. Neben den Larven von dem Differenzierungsgrad der dargestellten kamen aber auch noch solche vor, die noch keine Spur einer Darmgliederung aufwiesen; nur ganz selten dagegen konnte einmal eine etwas weiter entwickelte Larve mit definitiver Mundöffnung bemerkt werden. Letztere war aber dann stets von abnormer Enge, so dass trotz ihres Vorhandenseins von einem normalen Pluteusdarm nicht die Rede sein konnte. Das Aussehen der Larven in der magnesiumfreien Mischung wich übrigens ebenfalls von dem gesunder Plutei bedeutend ab und zwar äußerte sich dies nicht nur an dem kränklichen Darm, sondern besonders auch an den Mesenchymzellen, die zum körnigen Zerfall neigten.

Wir sind also auch bei diesem Versuche mit abgeänderter Methode zu ganz demselben Resultat wie oben gekommen und somit berechtigt, die Unentbehrlichkeit des Magne-

¹⁾ Es ist lehrreich, die beiden Figuren mit dem in Fig. 15 dargestellten normalen Pluteus zu vergleichen, wobei man beachten möge, dass derselbe bei einer geringeren Vergrößerung, nämlich mit Obj. C Oc. II und eingeschobenem Tubus gezeichnet worden ist.

siums für die normale Ausbildung der Pluteuslarven von *Sphaerechinus* als sicher begründet hinzustellen.

In den Kulturen, welche vergleichsweise mit Eiern von *Echinus* angestellt wurden, war das Resultat zwar auch unzweideutig, aber nicht ganz so deutlich wie in den *Sphaerechinus*-Zuchten. Normale Plutei entstanden in der magnesiumfreien Mischung freilich auch hier nicht, aber im Durchschnitt ging sowohl die Ausbildung des Darmes wie die des Kalkgerüstes doch etwas weiter als bei den entsprechenden Kulturen von *Sphaerechinus*. Häufiger wie dort kam es nämlich zur Entstehung einer — wenn auch engen — Mundeinsenkung, die sich nur in einzelnen Fällen (z. B. Fig. 20) mit dem Darne vereinigte, meistens aber von ihm getrennt blieb, da sich sein freies Ende nicht an die richtige Stelle der Körperwand gelegt hatte¹⁾ (Fig. 21). Die beiden dargestellten Larven zeigen ungefähr den höchsten Entwicklungsgrad, den die *Echinus*-Eier in der magnesiumfreien Mischung erreichten. Wie man sieht, und namentlich ein Vergleich mit Fig. 12 lehrt, sind dieselben noch weit entfernt, normale Plutei zu sein. Dies zeigt sich — von dem pathologischen Aussehen des Darmtractus ganz abgesehen — besonders an dem abnorm entwickelten Kalkgerüst, welches im Großen und Ganzen zwar die typischen Bestandtheile des *Echinus*-Pluteusskelettes erkennen lässt, im Einzelnen aber, namentlich in der Ausbildung der Scheitelstäbe auffallende Abweichungen aufweist. Die Scheitelstäbe neigen nämlich nicht nur dazu, sich an ihrer Spitze gabelförmig zu verzweigen, wie dies z. B. in Fig. 20 der Fall ist, sondern sie lassen bisweilen sogar eine Spaltung in zwei Äste von ihrer Basis an erkennen, beides Charaktere, die unter normalen Bedingungen sich nicht beobachten lassen.

Somit ist also auch für *Echinus* die Unentbehrlichkeit des Magnesiums für die normale Ausgestaltung des Pluteus bewiesen.

Wenn wir bedenken, wie gewaltig die Entwicklung der Seeigeleier beim Fehlen von Kalium oder gar von phosphorsaurem Kalk alterirt wird, so ist die verhältnismäßig weite Ausbildung der Larven in den magnesiumfreien Mischungen auffallend. Da wir nun zu allen Versuchen, welche wir bis jetzt als Beispiele für die Nothwendigkeit des Magnesiums angeführt haben, die gewöhnlichen MERCK'schen

¹⁾ Das Anlegen des Darmes an eine verkehrte Stelle der Körperwand braucht übrigens nicht vom Magnesiummangel herzurühren, da diese Anomalie auch in verschiedenen künstlich hergestellten Seewassermischungen mit Magnesium beobachtet wurde.

Salze benutzt haben, so könnte man eventuell vermuthen, dass die letzteren, namentlich das verwendete Natriumchlorid, noch Spuren von Magnesium enthalten hat und dass in Folge dessen die Entwicklung ohne Magnesium verhältnismäßig weit vorgeschritten ist. Um dies zu prüfen habe ich verschiedene Experimente mit den garantirt reinen Salzen von MERCK angestellt, ohne dass jedoch der Unterschied zwischen ihnen und den Versuchen mit den gewöhnlichen Salzen — namentlich was die Ausbildung des Darmes anlangt — ein besonders frappanter gewesen wäre. In Fig. 22 und 23 sind zwei Larven aus einer magnesiumfreien *Sphaerechinus*-Kultur vom 4./2. 1897 5 45 p. m. abgebildet. Wie man sieht, besitzen dieselben einen langen Darm, der durch das ganze Blastocöl reicht und sogar eine enge Mundöffnung aufweist. Ein Unterschied zwischen ihnen und den beiden Larven (Fig. 18 und 19) aus der magnesiumfreien Mischung mit den gewöhnlichen Salzen, die übrigens im Gegensatz zu 22 und 23 bei einer Tubuslänge von 160 mm gezeichnet worden sind, ist schon vorhanden, doch ist derselbe vielleicht z. Th. auf ein Zuviel an CaCO_3 in der letzteren Mischung zurückzuführen. Daher mag die etwas weitere Entwicklung des rudimentären Skelettes in den Fig. 18 und 19 rühren. Auch die magnesiumfreien *Echinus*-Zuchten mit den garantirt reinen Substanzen lieferten keinen so bedeutenden Unterschied zu Tage, wie ich erwartet hatte. In Fig. 24 und 25 *a* und *b* sind drei der besten Larven aus einer solchen Kultur vom 3./2. 1897 zur Darstellung gebracht. Dieselben besitzen einen langen Darm, der eine gewisse Gliederung mehr oder weniger deutlich erkennen lässt und in einem Falle (Fig. 24) sogar die definitive Mundöffnung aufweist. Der Wimperring ist angelegt, das Mundfeld senkt sich aber nicht konvex in denselben ein, sondern springt konkav daraus hervor; Kalknadeln sind nur in zwei Fällen und in diesen auch noch in abnormer und rudimentärer Weise angelegt. Gerade im Bezug auf die Ausbildung der letzteren fällt der Unterschied zwischen den Larven aus der Mischung mit den gewöhnlichen Salzen und denen aus der chemisch-reinen in die Augen. Es ist aber auch hier fraglich, ob derselbe auf das Vorhandensein einer geringen Menge Magnesium in der ersten Mischung oder auf einen Überschuss an kohlensaurem Kalke in ihr zurückzuführen ist. Letzterer gab sich an einem nachträglich entstandenen Niederschlag in der Versuchsmischung mit den gewöhnlichen Salzen zu erkennen. Die in den Fig. 24 und 25 *a* und *b* dargestellten Larven aus der chemisch-reinen Zucht sind übrigens in vortrefflicher Weise geeignet, uns von

der Nothwendigkeit des Magnesiums für die normale Entwicklung der Seeigellarven zu überzeugen, wenn wir sie mit einem normalen Pluteus (z. B. mit Fig. 12) vergleichen und dazufügen, dass in der Kontrollkultur, welche mit derselben magnesiumfreien Mischung, aber mit nachträglichem Zusatz von 0,5% MgSO_4 am 3./2. 1897 angesetzt worden war, ebensolche Larven in schöner Ausbildung entstanden. Der Einwand, dass die mangelhafte Entwicklung und das kränkliche Aussehen der Larven aus der Kultur ohne Magnesium gar nicht an dem Fehlen des letzteren, sondern an dem zu geringen Salzgehalt liegen könnte, war hierbei auf die Weise ausgeschlossen, dass zu einem Theil der magnesiumfreien Mischung an Stelle des Magnesiumsulfates 0,3% Na_2SO_4 zugefügt worden war, und dass sich diese Kultur gar nicht von der unterschied, bei welcher dieser Ersatz unterblieben war.

Bevor wir zu den Experimenten mit späteren Entwicklungsstadien übergehen, müssen wir schließlich noch einen Punkt kurz zur Sprache bringen.

Nach den gewöhnlichen Angaben der Analysen soll das Magnesium stets in zweierlei Form im Meerwasser enthalten sein, einmal nämlich als Chlorid und an zweiter Stelle als Sulfat. Wir haben desshalb schließlich noch zu untersuchen, ob wir zur Herstellung unserer künstlichen Seewassermischungen wirklich diese beiden Salze zusetzen müssen, oder ob eines von ihnen genügt.

Es wurden also zwei Mischungen präparirt, von denen zu der einen nur MgCl_2 , zur anderen dagegen nur MgSO_4 verwendet wurde. Da man hierbei fürchten konnte, dass in Folge des Wegfalles des einen Salzes der Gehalt der Mischung an dem unentbehrlichen Magnesium unter das Minimum sinken könnte, so nahm ich von beiden Salzen eine größere Quantität, als die gewöhnlichen Meerwasseranalysen angeben, nämlich vom Chlorid 0,58 % und vom Sulfat 0,5 %.

Am 1. Februar 1896 wurden beide Mischungen zur Zucht von *Sphaerechinus*-Eiern verwandt, und das Resultat war, dass sich in beiden schöne ausgebildete Plutei mit langen Fortsätzen entwickelten.

Es ist also für die normale Entwicklung der Seeigellarven gleichgültig, ob man zur Herstellung künstlicher Seewassermischungen beide Magnesiumsalze oder nur eines nimmt, vorausgesetzt natürlich, dass die zugesetzte Quantität

weder nach oben noch nach unten eine gewisse Grenze¹⁾ überschreitet.

Es wäre wichtig, wenn wir aus dieser Thatsache den Schluss ziehen dürften, dass in dem Falle, wo zur Herstellung der künstlichen Mischung nur $MgCl_2$ verwandt worden ist, der Organismus zur Befriedigung seines Magnesium-Bedürfnisses dieses Salz aufnimmt, während er im anderen Falle zu dem gleichen Zwecke schwefelsaures Magnesium verwendet, so dass es also bei den chemischen Processen, zu denen das betreffende Metall im Inneren des Organismus unentbehrlich ist, gar nicht darauf ankäme, an welche Säure dasselbe gebunden ist. Leider stellt sich nun aber bei genauem Nachdenken heraus, dass dieser Schluss nicht berechtigt ist, da nämlich auch dann, wenn wir zur Lösung nur $MgSO_4$ benutzen, doch in der letzteren wegen Anwesenheit von $NaCl$ die Möglichkeit der Entstehung von $MgCl_2$ vorhanden ist, und sich auf der anderen Seite bei alleiniger Zufügung von $MgCl_2$ wegen des vorhandenen Calciumsulfates auch schwefelsaures Magnesium bilden könnte, so dass also der Organismus in jedem Falle immer beide Salze zur Verfügung hätte und sich aus diesen immer das gleiche auswählen oder auch — wenn nöthig — beide zugleich aufnehmen könnte. Wir werden später im Kapitel über die Vertretbarkeit diese Erwägungen eingehender zu besprechen haben; vorläufig ist hier ebenso wie oben im Kapitel über die Unentbehrlichkeit des Schwefels ein kurzer Hinweis auf sie genügend.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Um zu sehen, ob die Larven der Seeigel auch dann noch des Magnesiums bedürfen, wenn sie sich bis zu einem gewissen Stadium in natürlichem Seewasser entwickelt haben und dann erst in eine magnesiumfreie Mischung überführt werden, oder ob sie vielleicht während des Aufenthaltes im Meerwasser so viel Magnesium aufgenommen haben, dass sie damit zur Vollendung ihrer Entwicklung in einem magnesiumfreien Gemisch genügend haben, brachte ich am 29./3. 1897 1 25 a. m. Blastulae von *Sphaerechinus*, welche die Eihülle noch nicht verlassen hatten, in folgende Mischungen:

¹⁾ Diese Grenzen sind ziemlich weit gesteckt, da selbst eine Menge von 0,26% $MgSO_4$ — wie ich mich durch das Experiment überzeugt habe — noch nicht unter dem Minimum liegt.

- 1) Die erste enthielt: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,1% CaSO_4 , $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ (so viel sich löst), FeCO_3 und CaCO_3 (so viel nach Durchleiten von CO_2 nach häufigerem Schütteln und Filtrieren in Lösung blieb), jedoch kein Magnesium.
- 2) Die zweite Mischung enthielt Magnesium. Sie war aus der magnesiumfreien hergestellt worden, indem nachträglich zu derselben 0,5% MgSO_4 zugesetzt worden war.
- 3) Die dritte war so hergestellt worden, dass zur Vertretung des fehlenden Magnesiums 0,19% NaCl und 0,3% Na_2SO_4 zugesetzt worden waren. Es wurde gerade 0,19% NaCl genommen, weil diese Menge äquimolekular mit 0,32 MgCl_2 ist, während 0,3 g Na_2SO_4 ungefähr die gleiche Anzahl Moleküle wie 0,26 MgSO_4 enthält.

Die Versuchsanordnung war gerade in dieser Weise getroffen worden, um durch die dritte Kultur die Möglichkeit abzuschneiden, die eventuelle mangelhafte Entwicklung in der magnesiumfreien Mischung auf das Fehlen von Salz überhaupt, nicht aber auf den Magnesiummangel zurückzuführen. Da wir zur Herstellung der magnesiumhaltigen Mischung nur 0,5% MgSO_4 an Stelle von 0,26% MgSO_4 + 0,32 MgCl_2 verwendet haben, so stand ihre Konzentration hinter derjenigen der dritten Versuchsmischung sogar noch etwas zurück. Da nun diese letztere den Salzgehalt des natürlichen Seewassers nicht übertraf, so hätten sich die Larven in der dritten Lösung noch besser entwickeln müssen als in der zweiten, wenn die bessere Entwicklung nur von einem höheren Salzgehalt, nicht aber von dem Vorhandensein von Magnesium abhängig gewesen wäre.

Das Resultat der Versuchsreihe war folgendes: Am 30./3. 1897 5³/₄ p. m. waren in der ersten, magnesiumfreien Mischung sehr verschieden gestaltete Larven vorhanden. Nur die wenigsten von ihnen besaßen einen ziemlich langen Urdarm; die meisten ließen dagegen Anzeichen jener Entwicklungsweise erkennen, welche ich früher durch Zusatz von Lithium zum Seewasser erzielt hatte, d. h. es kamen einmal sogenannte Exogastrulae mit kurzem Exourdarm vor, sodann solche, bei denen die Urdarmbildung ebenfalls ganz nach außen stattgefunden hatte und bei denen es zugleich zu einer Verbreiterung der Urdarmbildungszone gekommen war, drittens endlich solche Larven, bei denen normale Gastrulation und Lithiumentwicklung in einander griff, d. h. die einen Exourdarmabschnitt und an dessen freiem Ende eine kleine Entourdarmeinstülpung aufwiesen. Kleine Dreistrahler waren bei den meisten der Larven vorhanden.

Im Gegensatz zu dieser ersten Zucht ohne Magnesium schwammen in der zweiten mit Magnesium normale ausgebildete Gastrulae umher, während die dritte, wiederum magnesiumfreie, sich in so fern an die erste Kultur anschloss, als auch in ihr an einzelnen Larven Anzeichen der Lithiumentwickelungsweise wahrzunehmen waren, ja solche sich sogar bisweilen an Larven mit langem Entourdarm, welche übrigens das Gros der Gesamtzahl bildeten, durch eine Verbreiterung der Urdarmbildungszone zu erkennen gaben. Kleine Dreistrahler waren auch bei den Larven der dritten Zucht gebildet worden; im Übrigen waren die letzteren nicht so aufgebläht und nicht so hell wie die Larven der ersten magnesiumfreien Kultur.

Am darauffolgenden Tage war die dritte Zucht ohne Magnesium bereits fast vollständig abgestorben; nur einzelne Larven waren noch im Absterben begriffen. In der zweiten Mischung mit Magnesium-Zusatz war dagegen bereits der Mund gebildet worden oder zum mindesten in Bildung begriffen. Auch Ansätze der Pluteusarme waren bereits vorhanden, kurz die Larven waren dabei, sich in normale Plutei umzuwandeln. Einen gewaltigen Gegensatz hierzu bildeten die Larven in der ersten Mischung ohne Magnesium. Hier war nämlich nicht eine einzige Larve mit definitiver Mundöffnung und weit entwickeltem Skelet vorhanden, da selbst die Larven mit langem Entourdarm das Gastrulastadium nicht überschritten hatten. Die allermeisten Larven waren aber nicht einmal Entogastrulae, sondern kränkliche Exogastrulae oder Larven, die zwar einen kurzen Entourdarm aufwiesen, bei denen aber zu gleicher Zeit die Urdarmbildungszone verbreitert worden war. Die Kalknadeln waren klein geblieben, wie sie am Tage vorher waren.

Am 1./4. 6¹/₄ p. m. waren in der magnesiumhaltigen Zucht normale Plutei z. Th. mit ziemlich langen Fortsätzen vorhanden, während von den beiden magnesiumfreien Kulturen die eine mit NaCl- und Na₂SO₄-Zusatz bereits ganz abgestorben war. In der anderen aber fanden sich meist kränkliche Larven vor, die den von mir beschriebenen Lithiumlarven ähnelten, doch viel weniger typisch gestaltet waren als diese.

An den folgenden Tagen ging es auch mit dieser ersten, magnesiumfreien Zucht bergab, so dass am 3./4. 6 40 p. m. nur noch einige trübe und kränkliche Larven am Leben waren, die z. Th. einen Entourdarm besaßen, z. Th. aber eines Darmes ganz entbehrten, da bei den »Lithiumlarven« der »Urdarmabschnitt« resp. Exourdarm aufgelöst war. In der magnesiumhaltigen Kultur waren dagegen noch

alle Plutei am Leben und blieben es auch noch während der folgenden Tage, wie sich bei der letzten Durchmusterung am 5./4. 6 p. m. herausstellte.

Der Unterschied zwischen den beiden magnesiumfreien Zuchten und der magnesiumhaltigen war also ganz frappant und ließ auf das Deutlichste die Nothwendigkeit der Magnesiumsalze auch für die normale Weiterentwicklung der Blastulae von *Sphaerechinus* erkennen, da sich die dritte Kultur mit dem Zusatz von NaCl und Na_2SO_4 nicht wesentlich anders verhielt als die erste magnesiumfreie ohne denselben, und damit die Möglichkeit ausgeschlossen war, die schlechtere Entwicklung der letzteren auf einfachen Salz-mangel zurückzuführen¹⁾.

Ebenso unzweideutig waren die Versuche mit Gastrulis von *Sphaerechinus*, von denen z. B. einer am 29./3. 11 $\frac{1}{4}$ a. m. angestellt worden war. Die dazu verwendeten Gastrulae waren bereits vollständig ausgebildet und besaßen Dreistrahler, welche häufig schon rudimentäre Ansätze der Armstützen aufwiesen. Am darauffolgenden

¹⁾ In Bezug auf das Resultat der oben geschilderten Versuchsreihe müssen wir noch besonders betonen, dass die Anzeichen der Lithiumentwicklungsweise, welche in der ersten magnesiumfreien Mischung und in weniger auffallender Weise auch in der zweiten mit dem NaCl- und Na_2SO_4 -Zusatz konstatiert wurden, kein allgemeines Charakteristikum der magnesiumfreien Mischungen sind, da sie unter den zahlreichen Kulturen ohne Magnesium nur noch in einer einzigen vom 7./12. 1896 zur Beobachtung kamen. Zu derselben waren befruchtete, ungefurchte Eier von *Sphaerechinus* verwendet worden. Aus der Seltenheit der Erscheinung geht hervor, dass die merkwürdige Entwicklungsanomalie in den vorliegenden Fällen weniger an der Beschaffenheit des umgebenden Mediums als an einer spezifischen Beanlagung des verwendeten Eimaterials liegt. Dies geht auch noch aus einer anderen, schwefelfreien, aber magnesiumhaltigen Kultur vom 23./12. 1896 hervor, in der ebenfalls eine Anzahl Larven mit Anzeichen der Lithiumentwicklungsweise zur Beobachtung kamen. Diese Zufälligkeit des Phänomens unterscheidet diese Lithiumwirkung von der typischen in Seewasser mit Lithiumzusatz, welche niemals versagt, und weit typischer gestalteten und gesünderen Larven den Ursprung giebt, als die ähnliche, aber schwach ausgeprägte Entwicklungsweise in den angeführten magnesium- resp. schwefelfreien Mischungen. Trotzdem glaube ich, dürften die zufällig gemachten Beobachtungen der Anzeichen von Lithiumwirkung in Medien, in denen gar kein Lithium enthalten war, bei der Frage nach dem Wesen der eigentlichen Lithiumentwicklungsweise einmal stark ins Gewicht fallen. Es scheint mir nämlich daraus hervorzugehen, dass die letztere durch gar keine direkte chemische Wirkung des Lithiums selbst auf die Eier veranlasst wird, sondern einer ganz indirekten Wirkung dieses Metalls den Ursprung verdankt, die sich unter bestimmten Bedingungen auch mit anderen Mitteln erzielen lässt.

Tage waren in der ersten magnesiumfreien Mischung einige im Zerfall begriffen, die meisten jedoch noch am Leben und groß und hell, obgleich das Mesenchym zu trübem Zerfall neigte. Bisweilen war die Abgliederung des Vorderdarmes angedeutet und in seltenen Fällen war sogar eine enge Mundöffnung zu bemerken. Zu einer Vergrößerung der Kalknadeln war es jedoch in keinem Falle gekommen. Die zweite magnesiumfreie Mischung mit dem NaCl- und Na_2SO_4 -Zusatz verhielt sich ähnlich, doch war hier bereits der größere Theil im Zusammenschrumpfen und Absterben begriffen. Ganz anders verhielt sich dagegen die Kultur mit Magnesium. In ihr waren nämlich bereits junge Plutei vorhanden, d. h. Larven mit definitivem Mund, mit schwach angedeuteter Darmgliederung und Ansätzen der Pluteusarme. Die Organisation dieser Larven war am 31./3. 5 $\frac{3}{4}$ p. m. noch typischer ausgebildet, doch hatten die Fortsätze die normale Länge nicht erreicht, sondern waren kurz geblieben. In den beiden magnesiumfreien Kulturen ließen sich keine Fortschritte konstatiren. Alle Larven waren kränklich und meist in vollständiger Degeneration begriffen. Bei manchen war die Darmgliederung angedeutet, und bisweilen auch die definitive Mundöffnung zu sehen, die dann aber nicht in einem konkav eingesenkten, sondern in einem konvex vorspringenden Mundfeld lag. Am 2./4. 5 $\frac{1}{4}$ p. m. war die magnesiumfreie Zucht mit dem NaCl- und Na_2SO_4 -Zusatz bereits vollständig abgestorben und auch die andere ohne Magnesium enthielt nur noch ganz vereinzelte Larven, die noch nicht in Auflösung begriffen waren. Die magnesiumhaltige Kultur machte dagegen mit ihren Pluteuslarven noch ganz denselben Eindruck wie vorher.

Es bedürfen also auch die ausgebildeten Gastrulae zur Erhaltung ihres Lebens und zu ihrer vollständigen Umbildung in Plutei der Anwesenheit von Magnesiumsalzen im umgebenden Medium.

Um schließlich den Einfluss des Magnesiummangels auf die ausgebildeten Plutei von *Sphaerechinus* einer experimentellen Prüfung zu unterziehen, wurden solche am 28./3. 6 p. m. in die drei Versuchsmischungen gebracht. Bereits am folgenden Tage war die Mehrzahl der Larven in der ersten magnesiumfreien Mischung in Degeneration begriffen, ja manche bereits aufgelöst, und nur der kleinere Theil war noch gesund. Noch schlechter stand es mit der zweiten Mischung ohne Magnesium aber mit NaCl- und Na_2SO_4 -Zusatz, in der bereits alle in Auflösung begriffen oder bereits auf-

gelöst waren, während in der magnesiumhaltigen Zucht die Larven noch ebenso munter wie vorher waren. Am 30./3. 6 $\frac{1}{2}$ p. m. war die zweite Kultur ohne Magnesium bereits ganz zerfallen, und auch in der ersten war es derart bergab gegangen, dass alle, welche überhaupt noch nicht zerfallen waren, fast ohne Ausnahme eine mehr oder weniger weit vorgeschrittene Degeneration erkennen ließen. Am 1./4. 6 p. m. konnte endlich auch die erste magnesiumfreie Zucht als vollständig abgestorben gelten, da fast alle Larven bereits gänzlich zerfallen und nur einige noch im Zerfall begriffen waren. In der magnesiumhaltigen Mischung aber waren die Plutei noch ebenso schön wie zuvor. Noch am 5./4. 6 $\frac{1}{4}$ p. m. waren die allermeisten von ihnen am Leben, doch war der Darm bei der Mehrzahl jetzt nicht mehr typisch aufgebläht, sondern zusammengefallen.

Die Larven blieben also in der magnesiumhaltigen Kultur länger am Leben als in den beiden magnesiumfreien; und da der geschilderte Versuch nicht der einzige war, welcher dieses Resultat ergab, so können wir daraus mit Recht den Schluss ziehen, dass auch für die Erhaltung des Lebens der vierarmigen Plutei von *Sphaerechinus* die Anwesenheit von Magnesiumsalzen im Meerwasser eine Nothwendigkeit ist.

Auch mit verschiedenen Entwicklungsstadien von *Echinus* wurden im Januar und März 1897 eine Reihe von Versuchen mit magnesiumfreien und magnesiumhaltigen Mischungen angestellt, da dieselben aber ganz die gleichen Resultate ergaben wie die entsprechenden Experimente mit *Sphaerechinus*-Larvenstadien, so will ich auf eine genauere Schilderung der Versuche verzichten.

7. Die Unentbehrlichkeit des Calciums.

Calcium kommt nach den Angaben der Analysen im Meerwasser bekanntlich in dreierlei verschiedener Form vor, nämlich als Phosphat, Sulfat und Carbonat. Die Unentbehrlichkeit des ersten Salzes haben wir bereits im ersten Abschnitte kennen gelernt, so dass wir hier nicht wieder darauf zurückzukommen brauchen. Von dem schwefelsauren Calcium haben wir ebenfalls bereits erfahren, dass seine Anwesenheit im Meerwasser in so fern nicht gleichgültig ist, als es bei Abwesenheit von MgSO_4 allein für die Befriedigung des Schwefelbedürfnisses der Larven zu sorgen hat und sorgen kann. Wir werden uns in Folge dessen hier nur mit der Frage beschäftigen, ob das betreffende Salz einzig und allein

nur als Schwefel-, oder ob es auch zugleich als Calciumverbindung entwicklungsförderlich ist.

Vom Carbonat endlich haben wir bis jetzt überhaupt noch nichts erfahren; wir haben dasselbe ohne weitere Prüfung, ob es nothwendig ist oder nicht, — von einigen Kulturen¹⁾ im ersten Abschnitte abgesehen — zur Herstellung sämtlicher künstlicher Seewassermischungen verwendet, die uns die Entbehrlichkeit oder Nothwendigkeit eines Stoffes entschleiern sollten. Ob wir uns durch Unterlassen der etwas umständlichen Lösung des kohlensauren Kalkes bei unseren Untersuchungen hätten Zeit ersparen können oder ob die Anwesenheit desselben zur Entwicklung normaler Plutei unumgänglich nothwendig ist, soll in den folgenden Zeilen entschieden werden.

I. Die Unentbehrlichkeit des Calciumcarbonates.

A. Versuche mit ungefurchten Eiern.

Wir haben in den vorhergehenden Abschnitten zu wiederholten Malen die Erfahrung gemacht, dass eine Mischung der gewöhnlichen Salze, welche 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,32% MgCl₂, 0,26% MgSO₄, 0,1% CaSO₄, CaHPO₄ und CaCO₃ (so viel nach längerem Stehen gelöst bleibt) enthält, vollkommen zur normalen Entwicklung der Seeigellarven ausreicht, ja dass sogar noch dieses oder jenes Salz (z. B. MgCl₂) dabei fortfallen kann. Um uns also über den Werth des kohlensauren Kalkes aufzuklären, haben wir nur nothwendig, eine Mischung von vorstehender Zusammensetzung aber ohne CaCO₃ mittels der gewöhnlichen Salze zu präpariren und befruchtete Eier darin zu züchten. Das Schicksal einer solchen Zucht von *Sphaerechinus*-Eiern war folgendes:

Am 20./4. 1896 5 p. m. wurden die Eier in eine Lösung von allen oben aufgezählten Salzen außer CaCO₃ gebracht.

Am folgenden Morgen stellte sich bei der Durchmusterung Folgendes heraus: Eine ziemliche Anzahl der Eier war im Beginne der Furchung abgestorben, nachdem 2, 3, 4 oder auch 5 Furchungskugeln gebildet worden waren. Die bereits auf dem Zweizellenstadium abgestorbenen Eier waren gar nicht selten; bei einer Pipettenprobe,

¹⁾ In diesen Kulturen entstanden — wie man sich erinnern wird — zwar Larven mit dreigliedrigem Darm, Mund und Wimperring, aber von abenteuerlicher Gestalt und pathologischem Aussehen. Man hätte auf Grund dieser Thatsache die Unentbehrlichkeit des kohlensauren Kalkes schon damals vermuthen können.

die auf gut Glück aus der Kultur genommen war, fielen sie sofort in die Augen. Die Mehrzahl der Eier war jedoch dem Tode entgangen; sie hatten sich zu Blastulis von grünlich-trübem Aussehen entwickelt, die entweder noch in der Eihülle waren, oder im Begriff standen, dieselbe zu verlassen. Für manche derselben war ein eigenartig zerknittertes Aussehen, ähnlich dem einer zusammengedrückten Papierkugel, charakteristisch. Die Figuren 26 und 27 geben einen guten Begriff von dem Habitus dieser zerknitterten Larven, obwohl sie aus einer CaCO_3 -freien Kultur stammen, in der zugleich auch CaSO_4 fehlte. Sie repräsentiren ungefähr das Extrem der Faltigkeit, welche in derartigen Mischungen zur Beobachtung kommt. In natürlichem Seewasser fanden sich ebenfalls Blastulae entweder noch innerhalb oder bereits außerhalb der Eihülle vor, doch waren dieselben von normalem Habitus und glatten Umrissen.

Am 22./4. 11 $\frac{1}{4}$ a. m. fanden sich in der Mischung arg zerknitterte oder kleine, zusammengefallene Larven vor, während im Seewasser normale Gastrulae auf verschiedenen Stadien der Ausbildung umherschwammen.

Tags darauf repräsentirten die am weitesten entwickelten Larven — es waren ihrer sehr viele — Gastrulae, deren Urdarm bis an die dem Urmund gegenüberliegende Seite der Wandung reichte, die bei fast allen auffallend faltig war (vgl. Fig. 28 und 29). Neben diesen immerhin verhältnismäßig guten Larven fanden sich zahlreiche zusammengeschrumpfte vor, die entweder überhaupt keinen Urdarm oder nur einen minimalen Ansatz dazu besaßen. Im natürlichen Seewasser waren die Larven mittlerweile zu ausgebildeten Gastrulis mit Kalknadeln geworden.

Wir überspringen einen Tag und durchmustern die Zucht erst am 25./4. Morgens wieder. Die besten Larven besaßen jetzt dreigliedrigen Darm, definitiven Mund und Wimperring, jedoch keine Kalknadeln. In ihrem äußeren Habitus näherten sie sich ungefähr Pluteuslarven ohne Skelet; doch waren ihre Umrisse nicht so glatt und namentlich ihr dünnwandiger Scheiteltheil nicht so aufgebläht wie normal (vgl. Fig. 30 und 31). Ein von dieser Kategorie abweichendes, sehr merkwürdiges Aussehen wies ein anderer Theil der Larven auf. Dieselben hatten nämlich, indem der wachsende Darm die animale Wand der in animal-vegetativer Richtung zusammengedrückten Larven vor sich her getrieben hatte, ungefähr die Gestalt eines umgekehrten Kreiseis erhalten, dessen breite Seite also der vegetative Larventheil, und dessen Spitze der animale repräsentirte. In der Kontrolle fand

sich jetzt bereits Plutei vor. Der Unterschied ist also ein riesen-großer, zumal wenn man bedenkt, dass wir auch in der künstlichen Mischung an Stelle der gezüchteten aberranten Larven schöne Plutei hätten erhalten können, wenn wir vorher in ihr unter Durchleiten von CO_2 kohlensauren Kalk gelöst hätten!

Eine merkwürdige Erscheinung machte sich an den darauf-folgenden Tagen am 26. und besonders 27. April an den eigenartigen Larven der zweiten Kategorie unserer Zucht bemerkbar. Dieselben hatten nämlich am animalen Pole über dem Mund einen rüssel-förmigen Fortsatz erhalten, wie ihn ähnlich POUCHET und CHABRY¹⁾ an einigen armlosen Pluteis in kalkarmem Seewasser beobachtet hatten und ich ihn mittels Zusatz von KCl zum Meerwasser an Gastrulis von *Echinus*²⁾ und an fortsatzlosen Pluteuslarven von *Sphaerechinus* durch Vermehrung des MgSO_4 -Gehaltes³⁾ gezüchtet habe. Die Abbildungen 32 und 33 geben einen Begriff davon, wie die merkwürdigen Larven aussahen. Dieselben sind ein charakteristisches Merkmal für alle CaCO_3 -freien Kulturen, in denen sie bis-weißen in sehr großer Zahl zu beobachten sind.

Mit besonderer Sorgfalt habe ich immer bei der Durchmusterung der Kultur darauf geachtet, ob in den Larven irgend eine Spur von Kalkbildung zu bemerken sei. Das Resultat war jedoch immer ein negatives. Denn selbst am 11. Mai, also am 21. Tage nach Beginn des Versuchs, war in den noch zahlreich vorhandenen, verhältnismäßig schönen Larven der ersten Kategorie — die der zweiten mit dem rüsselförmigen Fortsatz waren bereits abgestorben — nicht eine einzige Kalknadel zu finden. Am 17. Mai wurde die Kultur zum letzten Male besichtigt. Auch jetzt waren noch einige, zwar bereits in Degeneration begriffene Larven am Leben, aber auch diese zeigten nicht die Spur von Kalkskelettbildung.

Letztere bleibt also bei Abwesenheit von kohlensaurem Kalke vollkommen aus, auch wenn Calciumsulfat im Meerwasser vorhanden ist. Da nun die äußere Gestalt des Pluteus und zumal die Entstehung der Fortsätze von dem Vorhandensein des Skelettes, speciell der Armstützen abhängig ist, so ist Calciumcarbonat schon aus diesem Grunde zur normalen Entwicklung nothwendig. Außerdem hat es aber auch einen Einfluss auf die innere Organisation, obgleich der

¹⁾ L'eau de mer artificielle comme moyen tératogénique. Journ. de l'anat. et de la phys. Bd. 3. pag. 298.

²⁾ Exp. Unters. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. pag. 462 ff.

³⁾ ibidem. pag. 465.

dreigliederige Darm mit definitivem Mund und kontraktilem Vorderdarm auch im CaCO_3 -freien Medium gebildet wird. Dies beweisen zunächst jene merkwürdigen Larven mit dem rüsselförmigen Fortsatz über dem Munde, sodann legen aber auch selbst die verhältnismäßig schönen, hellen Larven von Pluteusorganisation, aber von flacher, schtüsselförmiger Gestalt (Fig. 31) Zeugnis davon ab. Die Zellen derselben besaßen nämlich zum Theil ein vom normalen Verhalten abweichendes Aussehen, und zwar fiel das speciell am Wimperring und an den Mesenchymzellen in die Augen, welche wegen ihrer Kleinheit auffielen. Schließlich müssen wir noch darauf aufmerksam machen, dass die Larven zu Anfang in der CaCO_3 -freien Kultur einen schlechteren Eindruck machten als später, da fast alle am 22. und 23. April während der Gastrulation eine arg faltige Wandung besaßen, ein Charakteristikum, das sich erst später namentlich bei den hellen, schtüsselförmigen Larven ohne rüsselförmigen Fortsatz verlor. In CaCO_3 -haltigen Mischungen wird die Entstehung ähnlicher faltiger Blastulae und Gastrulae nie beobachtet.

Zu gleicher Zeit mit der vorstehenden *Sphaerechinus*-Zucht wurde auch eine Kultur von *Echinus*-Eiern in einer ganz gleichen, CaCO_3 -freien Lösung angesetzt. Auch hierbei stellte sich die Unentbehrlichkeit des kohlensauren Kalkes für die normale Ausgestaltung der Larven auf das deutlichste heraus.

Im Gegensatz zu *Sphaerechinus*, aus dessen Eiern meist zunächst Larven mit arg faltiger Wandung hervorgingen, entwickelten sich in der *Echinus*-Zucht glatte Blastulae und Gastrulae, die sich nur durch ihre geringere Größe und durch ihre dickere Wandung von normalen unterschieden. Aus diesen kleinen dickwandigen Gastrulis gingen bereits am 25. April skeletlose Larven mit dreigliederigem Darm, ja sogar bisweilen bereits mit definitivem Mund hervor, der dann dem After ungefähr gerade gegenüber lag. Die äußere Form war sehr verschieden und häufig recht abenteuerlich, da die Larven wie zusammengefallen aussahen oder auch einen eigenartig verschmälerten animalen Theil aufwiesen, an dem der stark entwickelte Wimperschopf ins Auge fiel. Am darauffolgenden Tage hatte die Kultur den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Im Besitze der inneren Pluteusorganisation waren jetzt alle, dagegen ließ ihr äußerer Habitus keine Ähnlichkeit mit einer normalen Larve des gleichen Stadiums erkennen. Derselbe war bei den einzelnen Larven immer noch sehr verschieden. Manche näherten sich ziemlich solchen skeletlosen Larven von Pluteusorganisation ohne Fortsätze, wie man

sie so häufig in Folge Zusatzes irgend welcher Salze zu gewöhnlichem Seewasser erhält (Fig. 34 und 37), andere dagegen fielen durch ihren verschmälerten oralen und ihren verbreiterten analen Körpertheil auf (Fig. 35).

Nach irgendwelchen Spuren von Kalknadelbildung wurde auch in der *Echinus*-Zucht mit der größten Aufmerksamkeit gesucht, jedoch für lange Zeit vollkommen ohne Erfolg. Erst am 11. Mai Nachmittags gelang es mir, in einer Larve eine dünne, stäbchenförmige Kalknadel zu entdecken. Bei diesem einen Fall aber blieb es. Als am 17. Mai die Kultur nochmals durchmustert wurde, fanden sich zwar noch einige Larven vor, aber keine ließ irgend eine Spur von Kalkbildung erkennen.

Somit ist also auch bei *Echinus* der kohlensaure Kalk zur Bildung des Skelettes und zur normalen Ausgestaltung der Larven nothwendig.

Zahlreiche andere Versuche sowohl mit Eiern von *Sphaerechinus* wie mit solchen von *Echinus* führten zu ganz demselben Resultat. Nur in Bezug auf den Grad der Aufblähung resp. des Zusammengefallenseins der Larven machten sich zwischen den einzelnen Zuchten geringe Verschiedenheiten bemerkbar. Dies trat namentlich an den *Echinus*-Kulturen dentlich hervor, da in denselben die Blastulae und Gastrulae bisweilen in ganz auffallender Weise gleich Schweinsblasen ohne Luft zusammengefallen waren, in anderen Fällen jedoch eine glatte Wand besaßen und sich von normalen Larven nur durch ihre geringere Größe, ihre gedrungene Form und ihre dickere Wandung unterschieden. Zwischen den einzelnen CaCO_3 -freien Zuchten von *Echinus* machten sich auch kleine Differenzen in Bezug auf die Häufigkeit der rudimentären, dünnen, abnormen Kalknadeln geltend. Während nämlich in der oben geschilderten Kultur nur eine einzige Larve mit einer dünnen, stäbchenförmigen Kalknadel aufgefunden wurde, wurden z. B. in einer Kultur vom 2./4. 1897 ziemlich häufig Larven von innerer Pluteusorganisation mit kleinen, dünnen Kalknadeln gesehen. Dieselben kamen zuerst am 10./4. 4³/₄ p. m. an vereinzelt Individuen zur Beobachtung, wurden jedoch an den folgenden Tagen häufiger. Zu dem Versuch war eine Mischung mit »garantirt reinen« Salzen verwendet worden, welche folgende Zusammensetzung hatte: 3% NaCl , 0,07% KCl , 0,5% MgSO_4 , 0,1% CaSO_4 , $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ und FeCO_3 . Die in Fig. 38 dargestellte Larve giebt einen Begriff von der Entwicklung der Kalknadeln bei den *Echinus*-Larven in CaCO_3 -freien Kulturen. Sie stammt aus einer Mischung

von derselben Zusammensetzung als die eben angeführte, doch war in ihr der phosphorsaure Kalk als CaHPO_4 , nicht als $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$, vorhanden.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Auch für spätere Entwicklungsstadien, welche ihre Entwicklung in natürlichem Seewasser begonnen haben und dann erst in die CaCO_3 -freie Mischung gebracht worden sind, ist kohlensaurer Kalk zur normalen Weiterentwicklung und zur Ausbildung eines vollständigen Pluteusskelettes unentbehrlich. Dies lehrten sowohl Versuche mit Blastulis und Gastrulis von *Sphaerechinus* wie auch solche mit verschiedenen Larvenstadien von *Echinus*. So wurden z. B. am 8./12. 1896 5 45 p. m. Blastulae von *Sphaerechinus*, welche die Eihülle bereits verlassen hatten, in eine CaCO_3 -freie Mischung gebracht. Dieselben entwickelten sich darin ruhig weiter und wurden zu Larven von innerer Pluteusorganisation mit kontraktilem Vorderdarm aber ohne Skelet und Fortsätze. In Bezug auf Aufblähung übertrafen diese zwar jene Larven, welche sich vom Ei an in der CaCO_3 -freien Lösung entwickelt hatten, aber trotzdem besaßen sie noch eine flache Form, die sie deutlich von den skeletlosen Pluteuslarven unterschied, welche sich in der CaCO_3 -freien Mischung aus nachträglich in diese übergeführten Gastrulis entwickelt hatten und noch bedeutend mehr aufgebläht waren. Je später also die Larven aus dem gewöhnlichen Seewasser in die CaCO_3 -freie Mischung übergeführt wurden, desto aufgeblähter waren die skeletlosen Pluteuslarven, welche aus ihnen hervorgingen. Die Larven, welche sich in künstlichen Seewassergemischen aus Blastulis oder Gastrulis entwickeln, werden also besser als jene, welche aus dem Ei in der gleichen Lösung entstanden sind.

Mir scheint hieraus hervorzugehen, dass die Larven während ihrer Entwicklung in natürlichem Seewasser bereits eine gewisse Quantität kohlensauren Kalkes aufgenommen haben, welche mehr oder weniger vollständig zur Aufblähung der Körperwand hinreicht.

Zur Anlage oder Vergrößerung der Kalknadeln kam es jedoch trotz dieser Aufnahme von kohlensaurem Kalke in einer CaCO_3 -freien Mischung nie, und zwar war es hierbei vollkommen gleichgültig, ob die Larven bereits auf dem Blastulastadium oder erst später im Beginn der Pluteusbildung in die Lösung ohne CaCO_3 überführt wurden. War vor der Überführung das Skelet schon mehr oder weniger weit entwickelt, so wurde im Gegentheil sogar eine

nachträgliche Auflösung konstatirt. Dies war z. B. in einer CaCO_3 -freien Kultur¹⁾ der Fall, in welche am 4./4. 1897 6 p. m. junge Plutei von *Echinus* gebracht worden waren. Bereits nach 24 Stunden war bei den Larven das Skelet entweder schon ganz aufgelöst worden oder wenigstens in Auflösung begriffen. Die gleiche Erscheinung wurde in verschiedenen anderen Kulturen beobachtet, die zum Theil ebenfalls mit *Echinus*-Larven, zum Theil aber auch mit verschiedenen Entwicklungsstadien von *Sphaerechinus* angesetzt worden waren. Besonders merkwürdig ist aber hierbei die Thatsache, dass in ganz derselben Mischung, in welcher die jungen Plutei von *Echinus* ihr Skelet verloren, Larven des gleichen Seeigels, die sich vom Ei an in der Lösung entwickelt hatten, zum Theil dünne rudimentäre Skeletnadeln bekamen, und dass diese Skeletrudimente nachträglich nicht aufgelöst wurden. Diese Larven hatten also während ihrer Entwicklung aus dem Ei Mittel und Wege gefunden, in derselben Mischung, welche das Gerüst von Larven aus natürlichem Seewasser zum Schwund brachte, nicht nur Skeletnadeln — wenn auch dünne und rudimentäre — zur Ausbildung zu bringen, sondern dieselben sich auch zu erhalten.

II. Ist CaSO_4 als Calciumverbindung entwicklungsförderlich?

1. Versuche bei Anwesenheit von CaCO_3 .

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

Die Nothwendigkeit des schwefelsauren Calciums als Calciumverbindung für die vollständige Ausbildung normaler Plutei haben wir eigentlich bereits im Kapitel über die Unentbehrlichkeit des Schwefels (pag. 693) kennen gelernt. Es stellte sich nämlich dort heraus, dass zwischen Kulturen, welche entweder nur MgSO_4 oder dieses in Verbindung mit CaSO_4 enthalten, nur dann kein deutlicher Unterschied in Bezug auf die Ausbildung der Larven von *Sphaerechinus* und *Echinus* zu konstatiren ist, wenn die Mischung einen Überschuss an kohlensaurem Kalk enthält. Ist ein solcher jedoch nicht vorhanden, enthält also das künstliche Seewasser nur so viel Carbonat, als es nach reichlicher Durchlüftung und längerem Stehen in Berührung mit Luft in Lösung zu halten vermag, dann ist ein ausgesprochener Gegensatz zwischen den Zuchten mit MgSO_4 und

¹⁾ Der phosphorsaure Kalk war als $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ dazu gesetzt worden.

denen mit $\text{MgSO}_4 + \text{CaSO}_4$ oder auch nur mit CaSO_4 vorhanden. Derselbe tritt namentlich deutlich in der Ausbildung des Skelettes hervor, welches bei alleiniger Anwesenheit von MgSO_4 mehr oder weniger rudimentär bleibt und seine volle Entwicklung nur bei Vorhandensein von schwefelsaurem Kalke erreicht. Außerdem tritt der Unterschied zwischen den Kulturen mit und ohne CaSO_4 auch in der Darmgliederung hervor, die im ersteren Falle weit ausgeprägter ist als im letzteren, wo der ganze Darmtractus weniger aufgebläht ist, und die einzelnen Abschnitte in Folge dessen in nicht so typisch blasiger Weise von einander abgesetzt sind. In Fig. 14 ist eine Larve von *Sphaerechinus* aus einer CaSO_4 -freien Kultur vom 20./3. 1897 wiedergegeben. Der Unterschied zwischen ihr und der Fig. 15, welche eine Larve aus derselben Mischung mit CaSO_4 -Zusatz repräsentirt, fällt deutlich in die Augen, obwohl gerade bei dieser Versuchsreihe der Gegensatz zwischen den beiden Kulturen weniger ausgesprochen war als sonst. So beschränkte sich z. B. bei einer Versuchsreihe vom 23./12. 1896 das Skelet in der Zucht ohne CaSO_4 auf rudimentäre Dreistrahler, die bisweilen recht minimal waren, ja bei einem Theil der Larven sogar vollständig fehlten.

Nun liegt aber die bessere Entwicklung der Kulturen mit CaSO_4 weder an dem Überschuss an Sulfat überhaupt noch an dem etwas höheren Salzgehalt, da sich auch Kulturen, welche als einziges schwefelsaures Salz 0,1% CaSO_4 enthalten, weit besser als die Zuchten mit blossem MgSO_4 -Zusatz, ja bei *Echinus* sogar ebenso entwickeln wie Zuchten mit $\text{MgSO}_4 + \text{CaSO}_4$. Es ist somit durch den Unterschied in der Ausbildung der Pluteuslarven aus CaSO_4 -freien und CaSO_4 -haltigen Mischungen der strikte Beweis geführt, dass der schwefelsaure Kalk gerade als Calciumverbindung für die Entwicklung typischer Seeigellarven unentbehrlich ist.

Hiermit ist natürlich nicht etwa gesagt, dass das Calciumsulfat einzig und allein als Lieferant einer genügenden Calciummenge für die vollständige Ausbildung der Plutei Bedeutung hat, dagegen bei Anwesenheit von MgSO_4 keine als Schwefel- resp. Schwefelsäureverbindung, da es nach den Resultaten meiner Versuche ganz und gar nicht ausgeschlossen ist, dass gerade an Calcium gebundene Schwefelsäure unentbehrlich ist.

Man könnte vielleicht denken, hier dadurch weiterzukommen, dass man zu einer CaSO_4 -freien Mischung nachträglich an Stelle von 0,1% CaSO_4 eine äquimolekulare Menge von CaCl_2 zufügt und die Entwicklung in diesem Gemisch mit der in der einfachen Lösung

ohne Erhöhung des Calciumgehaltes vergleicht. Ich habe auch in der That den Versuch ausgeführt und bin zu ganz demselben Resultat wie bei Zusatz von CaSO_4 gekommen; leider aber beweist dies ganz und gar nichts. Da nämlich in der Lösung, zu welcher das Calciumchlorid zugesetzt wurde, MgSO_4 vorhanden war, so war auch in ihr die Entstehung von CaSO_4 und die Aufnahme desselben von Seiten der Larven ermöglicht. Die oben aufgestellte Alternative, ob das Calciumsulfat bei der Ausbildung vollständiger Plutei nur als Lieferant einer genügenden Calciummenge oder auch in so fern in Betracht kommt, als auch gerade an Calcium gebundene Schwefelsäure zur Entwicklung nothwendig ist, kann also auf diese Weise nicht entschieden werden.

Dies müssen wir im Auge behalten, wenn wir sagen, es sei bewiesen, dass der schwefelsaure Kalk als Calciumverbindung für die vollständige Ausgestaltung der Plutei nothwendig ist.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Dass auch auf späteren Stadien der schwefelsaure Kalk als Calciumverbindung nicht entbehrt werden kann, lehren einige Versuche, welche mit *Sphaerechinus*-Larven angestellt wurden.

Am 23./3. 1897 12 $\frac{1}{4}$ p. m. wurden eben ausgeschlüpfte Blastulae in die beiden Mischungen ohne und mit CaSO_4 gebracht, die im Übrigen alle anderen zur Entwicklung nothwendigen Salze enthielten. In beiden Zuchten kam es zur Entstehung von Pluteuslarven. Während dieselben aber in der Mischung mit CaSO_4 sehr schöne lange Fortsätze und einen typisch aufgeblähten Darm besaßen, waren die Arme der Larven aus der CaSO_4 -freien Lösung kurze Stummel geblieben und der Darmtractus weniger aufgebläht und in nicht so typisch blasiger Weise gegliedert. Hierbei ist noch ganz besonders zu betonen, dass der Unterschied zwischen den beiden Kulturen nicht etwa später ausgeglichen wurde, dass es sich also nicht bloß um eine Verlangsamung der Entwicklung handelte. Am 26./3. war nämlich die Ausbildung der Larven in beiden Zuchten bereits vollendet worden und noch am 31./3. 4 $\frac{1}{2}$ p. m., als sich bereits Degenerationserscheinungen einzustellen begannen, war der Unterschied in der morphologischen Ausbildung der Larven aus den beiden Mischungen in derselben Weise vorhanden.

Ein gleiches Resultat erhielt ich mit ausgebildeten Gastrulis, welche am 22./3. 1897 6 p. m. in die beiden Mischungen gebracht worden waren und bereits Dreistrahler aufwiesen. Auch hier erhielten

die Pluteuslarven in der CaSO_4 -freien Mischung höchstens kurze Fortsätze, welche im Laufe der Zeit nicht länger wurden, sondern noch am 31./3. Nachmittags denselben Ausbildungsgrad wie am 24. zeigten.

Ja sogar Larven, welche bereits bei der Ummodelung in Plutei begriffen waren und zum Theil schon den definitiven Mund erhalten hatten, erreichten einen verschiedenen Entwicklungsgrad, je nachdem sie in die CaSO_4 -freie oder in die CaSO_4 -haltige Mischung gebracht worden waren. In der ersteren blieben nämlich auch hier die Fortsätze stummelförmig und der dreigliedrige Darmtractus wies wegen Mangels einer genügenden Aufblähung nicht eine derartige blasige Abgliederung seiner Abschnitte wie normaler Weise auf.

Die beiden in Fig. 14 und 15 dargestellten Larven könnten in Folge dessen nicht nur zur Illustrirung der Unterschiede von Larven dienen, welche sich in den beiden Mischungen ohne und mit CaSO_4 aus Eiern entwickelt haben, sondern auch von solchen, die unter den gleichen Bedingungen aus späteren Stadien hervorgegangen sind.

2. Versuche bei Abwesenheit von CaCO_3 .

Sind in einer künstlichen Seewassermischung alle nothwendigen Salze, vor allen Dingen auch CaSO_4 und CaCO_3 vorhanden, so bekommt man normale Plutei, gleichgültig ob man zur Herstellung der Mischungen $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ oder CaHPO_4 verwendet hat. So stammt z. B. der Pluteus, welchen Fig. 50 wiedergibt, aus einer Mischung mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$, während der in Fig. 12 dargestellte sich in einer solchen mit CaHPO_4 entwickelt hat. Trotz des Vorkommens normaler Plutei in beiden Kulturen lässt sich bisweilen doch ein gewisser Unterschied zwischen ihnen konstatiren, in so fern nämlich in der mit CaHPO_4 weniger Plutei mit zurückgebliebenem Kalkgerüst als in der anderen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zu finden sind, in welcher die Larven außerdem im Durchschnitt etwas kleiner sind.

Weit größer wird aber der Unterschied, wenn in der Mischung sowohl CaSO_4 wie CaCO_3 fehlen. Eine derartige Lösung müssen wir aber herstellen, wenn wir die Unentbehrlichkeit des schwefelsauren Kalkes als Calciumverbindung bei Abwesenheit von CaCO_3 studiren wollen. Wir müssen in Folge dessen hier scharf zwischen Mischungen unterscheiden, welche mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$, und solchen, welche mit CaHPO_4 hergestellt worden sind. Wir beginnen mit der

Unentbehrlichkeit des schwefelsauren Kalkes als Calciumverbindung in CaCO_3 -freien Lösungen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$.

A. Versuche mit ungefurchten-Eiern.

Zum Nachweis der Unentbehrlichkeit des Calciumsulfates als Calciumverbindung bei Abwesenheit von CaCO_3 stellte ich zunächst mittels der chemisch-reinen Salze eine Mischung von der Zusammensetzung: 3% NaCl , 0,07% KCl , 0,5% MgSO_4 , $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ und etwas FeCO_3 her. Zu einem Theil derselben fügte ich dann 0,1% reines schwefelsaures Calcium zu, während ein dritter Theil mit 0,1% NaCl versetzt wurde. Letzteres that ich desshalb, um die Möglichkeit auszuschließen, die eventuell bessere Entwicklung der zweiten Kultur mit CaSO_4 nicht auf die Anwesenheit von mehr Calcium, sondern auf die etwas höhere Konzentration zurückzuführen. Hätte ich an Stelle von 0,1 g CaSO_4 eine äquimolekulare Menge von Kochsalz nehmen wollen, so hätte ich nur 0,043 g zuzusetzen brauchen; ich nahm aber 0,1 g, um den Einwand erst recht auszuschließen.

Das Schicksal von *Sphaerechinus*-Eiern war in den drei Mischungen folgendes:

Am 12./4. 1897 6 p. m. waren die Versuche angesetzt worden. Am darauffolgenden Nachmittag stellte es sich bei der Durchmusterung heraus, dass in der ersten CaSO_4 -freien Mischung manche Eier bereits auf frühen Furchungstadien, viele dagegen auf späten abgestorben waren, und dass nur der kleinere Theil zu kompakten trüben Keimen geworden war, welche sich, ohne zu wimpern, noch innerhalb der Eihülle befanden. Die andere Kultur ohne CaSO_4 aber mit dem Kochsalzzusatz war in so fern etwas besser, als kein Ei schon im Beginne der Furchung abgestorben war; im Übrigen aber war kein Unterschied vorhanden. Ein solcher war aber in ausgesprochenem Maße zwischen den beiden CaSO_4 -freien und der CaSO_4 -haltigen Zucht zu konstatiren, da sich in der letzteren alle Eier zu Blastulis entwickelt hatten, die eine etwas faltige Wandung aufwiesen und zum Theil bereits außerhalb der Eihülle wimperten. Dieselben entwickelten sich an den darauffolgenden Tagen weiter und wurden zu den für die CaCO_3 -freien Mischungen charakteristischen Larven, d. h. sie erhielten einen dreigliedrigen Darm mit definitivem Mund, der sehr häufig von einem rüsselförmigen Fortsatz überragt war, dagegen nicht die Spur von Kalknadeln, und außerdem wich ihr Habitus wegen ihrer geringen Größe, wegen der zum Theil recht eigenartigen äußeren Form und wegen des grünlich-trüben Aussehens ihrer Gewebe ganz bedeutend von der Norm ab. Die Larven glichen also kurz gesagt jenen, welche wir oben unter IA in den CaCO_3 -freien *Sphaerechinus*-Zuchten kennen gelernt haben (Fig. 32 und 33).

Ganz anders verhielten sich dagegen die beiden Kulturen ohne CaSO_4 . Hier brachte es auch nicht ein einziger der trüben Keime zu einer Larve, wie sie sich in der Mischung mit CaSO_4 vorfanden, sie starben vielmehr, ohne sich weiter entwickelt zu haben, allmählich ab.

Haben wir zur Herstellung einer CaCO_3 - und CaSO_4 -freien Mischung $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ verwendet, so ist also die Zufügung von Calciumsulfat unbedingt notwendig, wenn man die kleinen, grünlich-trüben Larven von innerer Pluteusorganisation etc. erhalten will.

Auch noch andere Versuche mit CaCO_3 - und CaSO_4 -freien Mischungen, zu denen $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ verwendet worden war, lieferten mit *Sphaerechinus*-Eiern dasselbe Resultat zu Tage. Stets kam 'es nur zur Bildung kleiner, trüber, blastulaförmiger Keime, die — ohne zu ausgebildeten Gastrulis zu werden — früher oder später abstarben. Ich muss jedoch hinzufügen, dass auch in den CaSO_4 -haltigen Kontrollkulturen die Entwicklung bisweilen nicht ganz zu den kleinen, grünlich-trüben Larven von innerer Pluteusorganisation führte, sondern früher stehen blieb. Auf das mehr oder weniger deutliche Hervortreten der Entwicklungsförderlichkeit des schwefelsauren Kalkes als Calciumverbindung hat also bei Abwesenheit von CaCO_3 die individuelle Beschaffenheit der Eier von *Sphaerechinus* einen gewissen Einfluss.

Sehr einheitliche Resultate erhielt ich mit den Eiern von *Echinus*. Dieselben zerfielen nämlich in der CaSO_4 -freien Mischung stets auf dem Blastulastadium, während sie sich in derselben Lösung nach Zusatz von schwefelsaurem Kalke zu den charakteristischen, flachen, mehr oder weniger zusammengefallenen Larven von innerer Pluteusorganisation entwickelten, wie wir sie bereits unter I A kennen gelernt haben (Fig. 34). Dort haben wir auch bereits erfahren, dass diese flachen Larven bisweilen kleine, dünne Kalkstäbchen erhalten konnten.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Auch die Kulturen mit Blastulis, Gastrulis oder jungen Pluteis lieferten das gleiche Resultat zu Tage: Immer starben die Larven in den beiden CaSO_4 -freien Mischungen ab, ohne sich weiter entwickelt zu haben, während bei Anwesenheit von schwefelsaurem Kalke die innere Organisation, abgesehen vom Kalkgerüst, das sich nicht nur nicht weiter entwickelte, sondern — wie wir bereits oben unter I B sahen — sogar allmählich aufgelöst wurde, eine weitere

Ausbildung erfuhr. Die besten Resultate erhielt ich mit den verschiedenen Larvenstadien von *Echinus*. Da aber die Weiterentwicklung derselben in CaCO_3 -freien, aber CaSO_4 -haltigen Mischungen bereits oben unter IB geschildert wurde, so will ich hier ein abermaliges Eingehen darauf unterlassen. Die Larven von *Sphaerechinus* entwickelten sich in den CaSO_4 -haltigen Lösungen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zwar weniger gut, doch konnte auch hier eine langsame Weiterentwicklung konstatiert werden, während eine solche bei Abwesenheit von CaSO_4 überhaupt nicht stattfand.

Wir haben also sowohl für ungeführte Eier wie für spätere Larvenstadien die Nothwendigkeit der Anwesenheit von schwefelsaurem Kalk in CaCO_3 -freien Lösungen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zur Entwicklung über die Blastula hinaus nachgewiesen. Von dem Calciumsulfat ist aber das Calcium der wesentliche und wirksame Bestandtheil, da wir bereits im zweiten Abschnitte über die Unentbehrlichkeit des Schwefels festgestellt haben, dass zur Ausbildung der inneren Plutensorganisation eine weit geringere Menge als 0,5% MgSO_4 zur Lieferung der nöthigen Schwefel- resp. Schwefelsäuremenge genügt.

Sehen wir nun zu, ob sich die

Unentbehrlichkeit des schwefelsauren Kalkes als Calciumverbindung in CaCO_3 -freien Lösungen mit CaHPO_4

ebenso deutlich herausstellt.

A. Versuche mit befruchteten Eiern.

Wir haben hier zunächst festzustellen, ob Mischungen ohne CaSO_4 und CaCO_3 — wie wir oben behauptet haben — sich in der That anders verhalten, wenn in ihnen der phosphorsaure Kalk als CaHPO_4 vorhanden ist, als dann, wenn sie denselben als dreibasisches Phosphat ($\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$) enthalten. Zu dem Zwecke stellte ich mittels der chemisch-reinen Salze eine Mischung von der Zusammensetzung: 3% NaCl , 0,07% KCl , 0,5% MgSO_4 und FeCO_3 her und theilte dieselbe in zwei Theile, von denen der eine mit reinem CaHPO_4 und der andere mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ versetzt wurde. Nachdem die Gefäße mit den Phosphaten 5 Stunden gestanden hatten und während dieser Zeit öfters geschüttelt worden waren, wurde der Rückstand abfiltrirt. Die Entwicklung einer Parallelkultur von *Sphaerechinus*-Eiern vom

21./4. 1897 4³/₄ p. m., zu welcher die beiden Mischungen verwendet worden waren, war folgende:

In der Zucht mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ starben ziemlich viele bereits auf frühen Stadien ab, nachdem sie sich in 2, 4, 6—16 Zellen geteilt hatten. Die übrigen wurden zu kleinen, trüben, dickwandigen Blastulis, welche einige Tage am Leben blieben, aber nur zum Theil einen rudimentären Urdarmansatz bekamen. Weiter ging die Entwicklung bei ihnen nicht. In der CaHPO_4 -haltigen Mischung dagegen entwickelten sich die Blastulae zu den kleinen Larven von grünlich-trübem Aussehen, welche für die CaCO_3 -freien Mischungen charakteristisch sind, d. h. sie besaßen Wimperring, dreigliederigen Darm und definitiven Mund, der häufig dem After gerade gegenüberlag und bei vielen von einem rüsselförmigen Fortsatz überragt war. Ich habe zahlreiche Kulturen von *Sphaerechinus* in solchen CaCO_3 - und CaSO_4 -freien Mischungen mit CaHPO_4 gezüchtet. Das Resultat war immer das gleiche, nur einzelne Charakteristika der kleinen Larven traten in den verschiedenen Zuchten in verschieden ausgeprägter Weise hervor. Wir hatten bereits oben im Abschnitt IA darauf aufmerksam gemacht, dass für CaCO_3 -freie Mischungen eine mehr oder weniger deutlich hervortretende Faltigkeit der äußeren Körperbedeckung der Larven charakteristisch ist. Diese Faltigkeit war bisweilen in den CaCO_3 - und CaSO_4 -freien *Sphaerechinus*-Zuchten mit CaHPO_4 eine äußerst frappante, wie z. B. die in Fig. 26 und 27 dargestellten Larven zeigen. Trotz ihres abenteuerlichen Aussehens entwickelten sich dieselben aber weiter, wurden zu Gastrulis (Fig. 28 und 29) und endlich zu Larven, wie sie in den Fig. 30 und 31 wiedergegeben sind.

Als Gegenstück zu diesen arg faltigen Larven habe ich in den Fig. 32 und 33 einige andere abgebildet, welche aus einer gleichen Mischung stammen und eine glattere Wandung aufweisen. Besonders auffallend ist an diesen Larven der rüssel- resp. knopfförmige Fortsatz über dem Mund, dessen Ausbildung — wie wir ebenfalls bereits oben unter IA erfahren haben — ein anderes Charakteristikum von Larven aus CaCO_3 -freien Zuchten ist. Skelettnadeln — und seien sie auch noch so dünn und rudimentär — habe ich in den CaCO_3 - und CaSO_4 -freien *Sphaerechinus*-Zuchten mit CaHPO_4 eben so wenig beobachtet wie in den CaCO_3 -freien Kulturen mit CaSO_4 .

Der Unterschied zwischen den CaSO_4 - und CaCO_3 -freien Mischungen mit CaHPO_4 oder $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ ist also ganz gewaltig, denn in den ersteren bekommt man Larven von derselben Organisation,

die in den zweiten nur bei Zusatz von CaSO_4 erreicht wird. Letzterer ist also zur Züchtung der kleinen, grünlich-trüben Larven mit dreigliederigem Darm, Mund und Wimperring nicht nöthig, wenn man als Phosphat das zweibasische Salz CaHPO_4 zur Mischung verwendet hat.

Nach diesem Resultate ist es nicht zu erwarten, die Unentbehrlichkeit des schwefelsauren Kalkes als Calciumverbindung mittels einer CaHPO_4 -haltigen Mischung ebenso deutlich wie mit einer $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ -haltigen nachzuweisen. Trotzdem lässt sich auch mit ihr wenigstens eine gewisse Förderlichkeit des Calciumsulfates nachweisen, da bei Zusatz desselben neben den kleinen, grünlich-trüben, bisweilen recht merkwürdig gestalteten Larven mit rüsselförmigem Fortsatz auch helle von regelmäßiger Form entstehen, welche sich bedeutend mehr den skelet- und fortsatzlosen, aber sonst normalen Larven nähern, die man so häufig auch in gewöhnlichem Seewasser bei Zusatz gewisser Salze erhält. Jene Kultur vom 20./4. 1896, deren Schicksal wir oben unter IA kennen gelernt haben, war eine solche CaCO_3 -freie, aber CaSO_4 -haltige Zucht, in welcher der phosphorsaure Kalk als CaHPO_4 vorhanden war.

Auch die Eier von *Echinus* entwickelten sich in CaSO_4 - und CaCO_3 -freien Mischungen mit CaHPO_4 im Gegensatz zu solchen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ zu Larven mit dreigliederigem Darm, Mund und Wimperring (Fig. 36), die sich von Larven aus der gleichen Mischung mit nachträglichem CaSO_4 -Zusatz (Fig. 37 und 38) nur durch ihre etwas geringere Größe, die geringere Weite ihres Wimperringes und durch das ständige Fehlen auch noch so rudimentärer Kalknadeln unterschieden, während letztere in den CaSO_4 -haltigen *Echinus*-Zuchten wenigstens bisweilen zu beobachten sind (Fig. 38).

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Der Vollständigkeit halber habe ich auch einige Versuche mit Blastulis, Gastrulis und Pluteis von *Echinus* angestellt und zwar mit dem gleichen Erfolge, den ich bei den Versuchen mit Eiern zu verzeichnen hatte. Im Gegensatz zu den CaSO_4 - und CaCO_3 -freien Zuchten mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ entwickelten sich nämlich sowohl Blastulae wie Gastrulae in einer gleichen Mischung mit CaHPO_4 weiter und bekamen dreigliederigen Darm, Mund und Wimperring, während die Ausbildung von Kalknadeln oder die Weiterentwicklung der bereits vorhandenen hier wie auch in der Parallelkultur mit CaSO_4 -Zusatz nicht nur unterblieb, sondern die bereits angelegten Dreistrahler

sogar einer nachträglichen Anflösung anheimfielen. In Bezug auf den Ausbildungsgrad konnte sich in Folge dessen kein Unterschied zwischen den Larven aus CaHPO_4 -haltigen Kulturen mit und ohne schwefelsauren Kalk herausstellen, ein solcher machte sich aber in ausgesprochenem Maße in Bezug auf den äußeren Habitus bemerkbar, der bei den Larven aus der Mischung ohne CaSO_4 weit mehr von der Norm abwich, als bei denen aus der CaSO_4 -haltigen. Letztere besaßen nämlich eine bedeutendere Größe, einen aufgeblähteren Scheiteltheil, einen weiteren Wimperring und einen gestünder aussehenden Darm, der außerdem bedeutend mehr blasig gegliedert war als bei den anderen Larven aus der Mischung ohne CaSO_4 .

Ogleich also durch die Verwendung von CaHPO_4 zu den künstlichen Seewassermischungen ohne CaCO_3 der Unterschied zwischen den Kulturen mit und ohne CaSO_4 in gewisser Weise verwischt ist, so lässt sich doch auch mit ihnen wegen des mehr oder weniger der Norm genäherten Aussehens der Larven die Förderlichkeit des schwefelsauren Kalkes als Calciumverbindung für die normale Entwicklung nachweisen.

Der Grund für die verschiedene Wirkung von CaSO_4 - und CaCO_3 -freien Mischungen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ und solchen mit CaHPO_4 ist in der größeren Löslichkeit dieses letzteren Salzes zu suchen. Dadurch steht den Larven in den CaHPO_4 -haltigen Mischungen bereits eine zur Darmbildung etc. genügende Menge Calcium zur Verfügung, während die letztere in den Gemischen mit $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ erst von dem nachträglich zugesetzten Calciumsulfat geliefert wird. Dies zeigt wieder deutlich, dass in dem schwefelsauren Kalke das Calcium das wesentliche Element ist.

Fassen wir nun, am Ende unserer Untersuchungen über die Unentbehrlichkeit des Calciums angelangt, noch einmal kurz die Hauptergebnisse derselben zusammen, so haben wir nachgewiesen, dass zur Ausgestaltung vollkommen normaler Plutei — vom Calciumphosphat, in dem der Phosphor der wesentliche Bestandtheil ist, abgesehen — die Anwesenheit von kohlensaurem Kalk im umgebenden Medium unentbehrlich ist, dass aber dieses Salz allein nicht vollkommen genügt, sondern dass außerdem das Sulfat resp. ein anderes lösliches Calciumsalz (CaCl_2) als Kalklieferant nothwendig ist.

8. Die Unentbehrlichkeit des Eisens.

A. Versuche mit ungefurchten Eiern.

a. Experimente mit CaCO_3 -haltigen Mischungen.

Sehr große Schwierigkeiten hat mir der Nachweis der Unentbehrlichkeit des Eisens bereitet, den ich aber trotzdem am Ende in vollkommen einwandfreier Weise zu liefern vermochte.

Nach den Resultaten meiner ersten Versuchsreihe vom Winter 1895/96 neigte ich der Meinung zu, dass die Anwesenheit von Eisen im Meerwasser für die normale Entwicklung der Seeigeleier überhaupt nicht nothwendig sei, da sich sowohl die Eier von *Sphaerechinus* wie die von *Echinus* in künstlichen Seewassermischungen mit und ohne Eisencarbonat in gleicher Weise normal entwickelten. Ich hatte zu diesen Parallelversuchen jene erste Serie von Salzen benutzt, welche oben im Abschnitt über die Methode namhaft gemacht worden ist. Diese Salze waren zwar für den Nachweis der Unentbehrlichkeit von Phosphor, Schwefel, Kalium etc. genügend rein, für den Nachweis der Nothwendigkeit des Eisens jedoch nicht. Dies stellte sich deutlich im Januar 1897 heraus, als ich meine künstlichen Seewassermischungen mit den garantirt reinen MERCK'schen Salzen zuzubereiten begann.

Es war eine Parallelkultur mit *Echinus*-Eiern ohne und mit Kalium vom 28./1. 1897, welche mich zuerst durch ihr auffallendes Resultat auf die Unentbehrlichkeit des Eisens aufmerksam machte. In der kaliumfreien Mischung starben nämlich die Eier — wie nach meinen früheren Versuchen zu erwarten war — während der Furchung ab, nachdem sie sich in höchstens 16—32 Zellen getheilt hatten; in der kaliumhaltigen Zucht, in der normale Plutei hätten entstehen sollen, kam es dagegen nur zur Bildung von Blastulis, welche sich bereits am 29. Morgens in einzelne Zellen aufzulösen begannen und am 30. ganz zerfallen waren. Woran lag dieses merkwürdige Resultat, welches den Ergebnissen meiner früheren Versuche vollkommen widersprach? Waren vielleicht durch einen unglücklichen Zufall irgendwelche schädliche Substanzen in die Versuchsmischung gekommen und hatten das Resultat beeinträchtigt? Ich hatte aber auf die Herstellung des künstlichen Seewassergemisches und auf die Reinigung der verwendeten Glasgefäße die allergrößte Sorgfalt verwendet, so dass hieran nicht zu denken war. Nun unterschied sich aber meine Herstellungsmethode von der früher befolgten dadurch, dass ich jetzt ausschließlich »garantirt chemisch-reine« Salze von

MERCK verwendet hatte. Ich kam in Folge dessen auf die Vermuthung, dass in den neuen Mischungen mit den garantirt reinen Salzen noch nicht alle zur Entwicklung nothwendigen Stoffe vorhanden waren, dass mir dies aber bei meinen früheren Versuchen desshalb nicht aufgefallen war, weil die dazu verwendeten Substanzen nicht ganz rein waren. Da nun das Eisen der einzige Stoff war, dessen Unentbehrlichkeit ich bisher umsonst nachzuweisen versucht hatte, obgleich dieselbe von vorn herein wegen des allgemeinen Vorkommens dieses Stoffes in den Aschen thierischer Gewebe zu erwarten war, so lag natürlich nichts näher, als die mangelhafte Entwicklung in der erwähnten kaliumhaltigen Versuchsmischung auf das Fehlen von Eisen zurückzuführen.

Um diese Vermuthung zu prüfen, nahm ich von derselben kaliumfreien Mischung nach Zusatz von 0,07% KCl zwei Theile und versetzte den einen davon mit einer geringen Quantität Eisencarbonat. Das Gefäß wurde öfter tüchtig geschüttelt und nach einigen Stunden der Rückstand des Salzes abfiltrirt. Hierauf wurden befruchtete Eier von *Echinus*, nachdem sie vorher mehrere Male mit eisenfreier Mischung abgespült worden waren, in die beiden Lösungen ohne und mit Eisen gebracht. Dies geschah am 1./2. 1897 5 $\frac{1}{4}$ p. m.

Am darauffolgenden Morgen waren in der eisenfreien Zucht Blastulae vorhanden, welche nie ganz normal aussahen und ohne Bewegung am Boden lagen. Einen weit besseren Eindruck machte die zweite Kultur mit Eisen. Da das Material nicht sonderlich gut gewesen war, so waren zwar auch in ihr mehr oder weniger abnorme Blastulae vorhanden, es schwamm aber auch eine ganze Anzahl normaler Larven frei im Wasser umher. Am 3. 9 $\frac{1}{2}$ a. m. waren in der eisenfreien Kultur noch Blastulae vorhanden. Sie sahen kränklich aus, besaßen ein trübes, mit Zerfallsprodukten angefülltes Blastocöl und lagen schwach wimpernd am Boden. In der Mischung mit Eisen schwammen dagegen bereits schöne normale Gastrulae von eckiger Form mit regelmäßig angeordneten Kalkbildern und z. Th. bereits mit Dreistrahlern umher. Der Unterschied zwischen ihr und der ersten Zucht ohne Eisen war also ein ganz frappanter geworden und er blieb es auch an den folgenden Tagen. Am 4. Morgens hatten nämlich in der ersten Kultur die meisten immer noch nicht das Blastulastadium überschritten, nur manche hatten einen Urdarmansatz bekommen, aber auch diese waren — selbst wenn dieser Ansatz eine gewisse Länge erreicht hatte — himmelweit von normalen Gastrulis verschieden, da ihr Darm ein abweichendes Aussehen

aufwies und ihre äußere Form von der normalen abwich. Im schroffen Gegensatz hierzu hatten die Larven in der eisenhaltigen Mischung bereits einen dreigliedrigen Darm und in Folge der Entwicklung der Scheitelbalken einen spitzen Scheiteltheil erhalten, wie er für die normalen Plutei charakteristisch ist. Die Mundöffnung war ebenfalls bei manchen bereits gebildet und bei den übrigen in Bildung begriffen. Am darauffolgenden Tage war die Ausbildung der typischen inneren Pluteusorganisation bei den Larven im eisenhaltigen Medium vollendet und auch die äußere Form war bei manchen in Folge des Auswachsens der Fortsätze typisch geworden. In der Kultur ohne Eisen waren dagegen bereits fast alle Larven abgestorben und zerfallen. Nur einzelne waren noch am Leben; sie besaßen stets ein mehr oder weniger trübes Blastocöl und nur selten einen rudimentären Urdarm und kleine Kalknadelchen; bis zu einer normalen Gastrula aber hatte es keine einzige gebracht. Am 6. waren noch ungefähr 10 Larven mit rudimentärem Urdarm und kleinen abnormen Kalknadeln vorhanden, am 8. zählte ich noch 4 und am 10. war in der Kultur ohne Eisen Alles zerfallen, während die Pluteuslarven in der eisenhaltigen Mischung noch am Leben waren.

Das Resultat war also ein geradezu glänzendes zu nennen. Da nun unsere beiden Kulturen vollkommen unter einander vergleichbar waren, weil zu beiden dieselbe künstliche Seewassermischung verwendet worden war und sich die erste von der zweiten nur dadurch unterschied, dass die letztere einen nachträglichen Zusatz von Eisen-carbonat erhalten hatte, die dadurch herbeigeführte, ganz geringfügige Erhöhung des Salzgehaltes aber nicht in Betracht kommt, so können wir nicht anders, als aus dem gewonnenen Resultat den Schluss ziehen, dass das Eisen zur normalen Entwicklung der *Echinus*-Eier unumgänglich nothwendig ist.

Zahlreiche andere Versuche bestätigten dieses Resultat im vollsten Maße. Ich will aus der Reihe derselben noch einige herausgreifen und als Beispiele anführen, da der Nachweis der Unentbehrlichkeit des Eisens weit größere Schwierigkeiten bereitet als derjenige der Nothwendigkeit irgend eines anderen Stoffes, und in Folge dessen die Vorführung eines größeren Beweismaterials als sonst in Hinblick auf spätere Untersuchungen angebracht sein dürfte.

Als ich im Januar 1897 an eine Nachprüfung der Nothwendigkeit des Magnesiums mit garantirt chemisch-reinen Salzen von MERCK ging, erhielt ich ebenfalls Resultate, welche von meinen früheren in gewisser Weise abwichen. Die Eier von *Echinus* starben nämlich

in der magnesiumfreien Mischung bereits während der Furchung ab, während sie früher in ähnlichen Lösungen ein viel späteres Entwicklungsstadium erreicht hatten. Ich neigte Anfangs dazu, dieses Verhalten auf das Vorhandensein geringer Magnesiummengen in dem Chlornatrium zurückzuführen, welches ich bis dahin zu meinen Versuchen verwendet hatte, als ich aber durch den Versuch, dessen Verlauf oben ausführlich geschildert wurde, auf die Unentbehrlichkeit des Eisens hingewiesen wurde, sah ich sofort ein, dass dieses abweichende Verhalten der neuen Mischung ebenfalls einfach an dem Mangel an Eisen liegen könnte. Das Experiment zeigte deutlich, dass diese Vermuthung das Richtige traf.

Ich brachte am 3./2. 6 $\frac{1}{2}$ p. m. befruchtete Eier von *Echinus* in zwei magnesiumfreie Mischungen, von denen die eine frei von Eisen war, während zu der anderen nachträglich FeCO_3 zugefügt worden war. Zu der eisenhaltigen Kultur wurde dieselbe Lösung verwendet wie zu der eisenfreien, so dass die beiden Kulturen vollkommen unter einander vergleichbar waren.

Bei der Durchmusterung am darauffolgenden Morgen stellte es sich nun heraus, dass in der Mischung ohne Eisen die Eier im Verlaufe der Furchung, nachdem sie sich bis in ca. 64 Zellen zerklüftet hatten, abgestorben waren, während in der zweiten, eisenhaltigen¹⁾

¹⁾ Als Nebenwirkung war in der eisenhaltigen Kultur eine auffallende Neigung zur Doppel- resp. Mehrfachbildung aus einem Ei zu konstatiren. Die einzelnen Individuen waren entweder von einander getrennt oder hingen mit einander zusammen, so dass sie Verwachsungsmehrfachbildungen repräsentirten. Ich habe diese Neigung in verschiedenen Mischungen konstatirt, zu denen nachträglich FeCO_3 zugesetzt worden war. So z. B. auch in der magnesiumhaltigen Kultur mit Eisen, welche gleichzeitig mit der oben erwähnten angesetzt worden war. In ihr kamen nicht nur Plutei mit zwei Därmen, sondern auch »Theilweisedoppelbildungen« zur Beobachtung, welche zwei getrennte End- und Mitteldärme, aber nur einen gemeinsamen Vorderdarm besaßen. Auch das Skelet war bei diesen Larven doppelt angelegt. Da das zugefügte Eisencarbonat nicht genau dosirt wurde, sondern in der Mischung in solcher Quantität vorhanden war, die sich unter den gegebenen Bedingungen lösen konnte, so ist diese Neigung zur Mehrfachbildung wahrscheinlich auf einen abnormen Gehalt an Eisen zurückzuführen, neben dem aber auch die individuelle Beschaffenheit des verwendeten Eimaterials eine bedeutende Rolle spielt, denn es wurden längst nicht in allen Mischungen, zu denen nachträglich Eisen zugesetzt worden war, Doppel- resp. Mehrfachbildungen beobachtet. Einen Einfluss auf das Endresultat hatte diese Neigung zur Entstehung mehrerer Individuen aus einem Ei nicht. Betreffs der »Theilweisedoppelbildungen«, bei denen die einen Organe in der Einzahl (Wimperring und Vorderdarm), die anderen in der Mehrzahl vorhanden waren, vgl. die Arbeit von DRIESCH »Über einige primäre und sekund. Regulationen in d. Entw. d. Echinod.« Dieses Archiv. Bd. IV. 1896.

wimpernde Blastulae vorhanden waren. Letztere entwickelten sich an den folgenden Tagen weiter und es entstanden schließlich aus ihnen Larven, wie sie in Fig. 24 und 25a und b abgebildet sind. Der Unterschied zwischen den beiden Kulturen mit und ohne Eisen ist also auch hier ganz augenfällig und weist deutlich auf die Nothwendigkeit dieses Metalls für die Entwicklung der *Echinus*-Eier hin, zumal hier durch einen besonderen Versuch die Möglichkeit ausgeschlossen war, die Differenz zwischen den beiden Zuchten auf einen etwas höheren Salzgehalt in der eisenhaltigen zurückzuführen. Es war nämlich gleichzeitig mit den beiden Kulturen eine dritte, ebenfalls eisenfreie angesetzt worden, welche einen Zusatz von 0,3% Na_2SO_4 erhalten hatte. Dieselbe verhielt sich ungefähr genau so wie die andere eisenfreie Zucht ohne diesen Zusatz. Dass aber letzterer, der übrigens die in der eisenhaltigen Mischung gelöste FeCO_3 -Menge ganz gewaltig überwog, an und für sich nicht schädlich wirkte, war mir aus früheren Versuchen bekannt.

Auch die schwefelfreien Zuchten, zu denen die »garantirt reinen« Salze verwendet worden waren, zeigten ein etwas anderes Verhalten als die früheren mit den gewöhnlichen Substanzen. Auch hier stellte es sich heraus, dass dasselbe auf den Mangel an Eisen in der Mischung mit den reinen Salzen zurückzuführen sei. In Fig. 39 habe ich eine Larve aus einer schwefelfreien Kultur ohne Eisen vom 9./2. 1897 wiedergegeben. Dieselbe zeichnet sich dadurch aus, dass die Wandung bis auf eine kleine Stelle stark verdickt und mit langen, steifen Wimpern besetzt ist. Letztere verloren sich zwar später bei den meisten und machten kleinen beweglichen Wimperhaaren Platz, zur Urdarmbildung kam es aber nirgends, während in der anderen schwefelfreien Zucht mit Eisen Larven entstanden, wie sie in den Figuren 9—11 dargestellt sind. Auch hier ist also der Unterschied zwischen den Larven aus der eisenhaltigen und der eisenfreien Mischung ausgeprägt genug, um für die Unentbehrlichkeit des Eisens für die Entwicklung der *Echinus*-Eier Zeugnis abzulegen.

Ich habe den Versuch mit der schwefelfreien Mischung ohne und mit Eisen wiederholt und auch dann einen deutlichen Unterschied zwischen beiden Zuchten konstatiren können. So gewaltig wie bei den magnesiumfreien Kulturen ohne und mit Eisen war derselbe zwar nicht, aber gerade dieser Umstand ist für unsere Frage von Wichtigkeit, da sich der Grund namhaft machen lässt, warum die Differenz zwischen den schwefelfreien Zuchten ohne und mit Eisen weniger groß war als die zwischen den magnesiumfreien ohne und

mit Eisenzusatz. Zur Herstellung der schwefelfreien Mischung war nämlich zwar das garantiert reine Chlornatrium, das Chlorkalium, das Calcium-Carbonat und -Phosphat verwendet worden, das Magnesium war dagegen als das gewöhnliche MERCK'sche Chlormagnesium-Präparat zur Verwendung gekommen und dieses war noch dazu wegen seiner großen Hygroskopicität nass geworden, so dass auch noch die Aufnahme von Eisenspuren aus dem Glasgefäß, welches zur Aufbewahrung diente, in Betracht zu ziehen ist.

In den eisenfreien Mischungen, welche zu den zuletzt angeführten Experimenten benutzt worden sind, fehlte außer Eisen zugleich auch noch Magnesium oder Schwefel. Das Endresultat wurde also in diesen Fällen nicht nur durch den Eisen-Mangel, sondern zu gleicher Zeit auch durch die schädigende Wirkung des Fehlens von Magnesium oder Schwefel bedingt. Es wurden nun aber auch Versuche mit den gleichen Mischungen angestellt, nachdem die fehlenden Salze nachträglich zugefügt worden waren. Hierbei wurde der Schwefel als garantiert reines Calcium- und Magnesiumsulfat und das fehlende Magnesium als chemisch-reines schwefelsaures Salz (wasserfrei) zugesetzt. Auch mit diesen Mischungen, die also sonst sämtliche, zur Entwicklung nothwendige Salze enthielten, ließ sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Zuchten ohne und mit Eisen konstatiren. Denn in den ersteren bekamen die Larven zwar auch einen dreigliedrigen Plutensdarm, ihr Skelet war aber derartig schwach entwickelt, ja fehlte vereinzelt ganz, dass ihre äußere Form zu jener der schönen, vollkommen normalen Plutei mit langen Fortsätzen in den Zuchten mit Eisen einen ganz gewaltigen Gegensatz bildete; und hierzu kam noch, dass mitunter auch das Aussehen der Gewebe, besonders des Darmes, bei den Larven der eisenfreien Mischungen deutlich von der Norm abwich.

Somit müssen wir also auch durch diese Versuche die Unentbehrlichkeit des Eisens für die normale Entwicklung der *Echinus*-Eier als bewiesen ansehen, obgleich hier in den eisenfreien Zuchten die Entwicklung weiter gedieh, als dies in ganz reinen Mischungen ohne Eisen gewöhnlich zu geschehen pflegt und es z. Th. in jener Kultur der Fall war, welche wir oben an erster Stelle als schlagenden Beweis für die Nothwendigkeit des Eisens angeführt haben. Für die verschieden weit gehende Entwicklung in den eisenfreien Mischungen könnte man eventuell die verschieden große Empfindlichkeit der Eier gegen die schädigende Wirkung des Eisenmangels verantwortlich machen. Obgleich nun aber eine solche in der That

vorhanden ist und deutlich nachgewiesen werden kann, trägt sie doch in den gerade vorliegenden Fällen allein nicht die Schuld an dem Resultat, da das letztere in derselben Weise zu wiederholten Malen mit verschiedenem Eimaterial erzielt wurde. Es bleibt in Folge dessen nur übrig, die verschieden weit vorgeschrittene Entwicklung in den bis jetzt als Beispiele aufgeführten »eisenfreien« Mischungen darauf zurückzuführen, dass die letzteren in dem einen Falle »eisenfreier« als in dem anderen waren.

Bei den bisher geschilderten Versuchen hatte sich die Nothwendigkeit des Eisens als Nebenresultat herausgestellt, da die künstlichen Seewassergemische eigentlich zu dem Zwecke präparirt worden waren, die Nothwendigkeit von Kalium, Magnesium und Schwefel mit den garantirt reinen MERCK'schen Salzen einer Prüfung zu unterziehen. Ich will in Folge dessen aus meinem Beweismaterial noch zwei Versuche mit *Echinus*-Eiern herausgreifen, welche mit Mischungen angestellt wurden, die ausschließlich zu dem Zwecke des Nachweises der Entbehrlichkeit oder Nothwendigkeit des Eisens hergestellt worden waren.

Die Herstellung der künstlichen Seewassermischungen geschah auf folgende Weise: Ich präparirte zunächst aus chemisch-reinen Salzen ein Gemisch, welches 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgSO₄, 0,1% CaSO₄, Ca₃P₂O₈ (so viel sich löste) und CaCO₃ (so viel nach Durchleiten von CO₂ und längerem Stehen in Lösung blieb) enthielt. 400 ccm davon blieben frei von Eisen, während andere 400 ccm mit FeCO₃ versetzt wurden. Letzteres wurde am 10./2. 1897 als Pulver zugefügt und blieb ca. 9 Stunden in der Mischung, die während dieser Zeit öfter tüchtig geschüttelt wurde. Der Rückstand wurde hierauf abfiltrirt. Ein dritter Theil von ebenfalls 400 ccm endlich wurde am 10./2. 1897 mit 0,0025% reinem und trockenem FeCl₃ versetzt. Diese Menge Eisenchlorid blieb jedoch nicht in Lösung, da das Salz in dem künstlichen Seewassergemisch eine Zersetzung erfuhr und ein brauner Niederschlag ausfiel, der am 11./2. 6 p. m. abfiltrirt wurde. Es war also nur sehr wenig von der schon an und für sich geringen, anfänglich zugesetzten Quantität Eisen in Lösung geblieben.

Die letztere Mischung mit dem Zusatz von Eisenchlorid benutzte ich zunächst noch nicht; ich beschränkte mich auf die beiden ersten Mischungen ohne und mit FeCO₃, in welche befruchtete Eier von *Echinus* am 10./2. 6½ p. m. gebracht wurden. Das Resultat war ausgezeichnet. In der eisenfreien Zucht ging die Entwicklung

nämlich nur bis zum Blastulastadium, auf dem die Keime in einzelne Zellen zerfielen und abstarben, während in der zweiten Larven von Pluteusorganisation entstanden.

Eine zweite andere Versuchsreihe wurde am 15./2. 1897 5³/₄ p. m. mit Eiern von *Echinus* angesetzt. Jetzt kamen alle drei oben angeführten Mischungen zur Verwendung und außerdem noch eine vierte, welche gleich der ersten kein Eisen, dagegen einen Zusatz von 0,2% NaCl enthielt. Dieser Zusatz übertraf die in den eisenhaltigen Mischungen gelöste Eisenmenge ganz bedeutend, so dass also der Einwand vollkommen ausgeschlossen war, dass die bessere Entwicklung in den Mischungen mit Eisen an der ganz geringfügigen Erhöhung der Konzentration liegen könnte. Denn es hätten sich ja sonst die Larven in der Mischung mit dem Kochsalzzusatz erst recht gut entwickeln müssen, da dieses Salz in einer Menge von 0,2% an und für sich nicht schädlich ist, vielmehr ohne Schaden für die Eier zu dem Aquariumwasser der zoologischen Station gefügt werden kann, welches ein höheres spezifisches Gewicht als die benutzten Versuchsmischungen aufweist.

Wir wollen der Bequemlichkeit halber die vier Mischungen mit den Buchstaben a, b, c und d bezeichnen, und zwar soll sich a auf die Kultur ohne Eisen, b auf die zweite eisenfreie Mischung mit NaCl-Zusatz, c auf die Mischung mit FeCO₃ und d auf diejenige mit FeCl₃ beziehen.

Am 15./2. 5³/₄ p. m. wurden die Eier — wie bereits gesagt — in die vier Lösungen gebracht.

Bei der Durchmusterung der Gefäße am folgenden Morgen waren in a dickwandige Blastulae vorhanden, welche bewegungslos am Boden lagen und von denen einige in einzelne Zellen zu zerfallen begannen. Kultur b war nicht nur nicht besser als a, sondern sogar noch schlechter, da verschiedene Keime bereits vor der Blastulabildung in einzelne Zellen zerfallen waren, und auch von den dickwandigen Blastulis schon die meisten Anzeichen von beginnender Auflösung aufwiesen. Im schroffen Gegensatz hierzu schwammen in den Zuchten c und d schöne normale Blastulae umher, bei denen die Mesenchymbildung bereits im Gange war. In Fig. 40 a und b sind zwei Larven aus der ersten eisenfreien Mischung abgebildet, während die in Fig. 41 dargestellte Larve aus Zucht c stammt. Der Unterschied zwischen den Larven ist ein augenfälliger und schon allein genügend, die Unentbehrlichkeit des Eisens für die normale Entwicklung der *Echinus*-Eier zu beweisen.

Am 18. Morgens war aber die Differenz zwischen den Kulturen ohne und mit Eisen noch weit frappanter.

In c und d waren jetzt bereits normale Plutei vorhanden, von denen einer in Fig. 42 wiedergegeben ist. Wie man sieht, sind bereits alle typischen Plutenscharaktere zu erkennen, doch haben die Fortsätze noch nicht den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Von den beiden eisenfreien Zuchten war b fast vollkommen abgestorben, ohne dass sich die Larven weiter entwickelt hatten, wie an dem einzigen in der Pipettenprobe gefundenen, blastulaförmigen, kränklichen Keime zu sehen war. In Kultur a waren dagegen noch sehr viele Larven von der verschiedenartigsten Ausbildung am Leben. Die besten und am weitesten entwickelten von ihnen glichen der in Fig. 43 dargestellten Larve, d. h. sie besaßen einen schwach dreigliedrigen, jedoch noch mundlosen Darm, ein eingesenktes, von einem Wimperring umsäumtes Mundfeld und einen Scheiteltheil, der in Folge der Anlage der Scheitelbalken bereits etwas zugespitzt war. Wären alle Larven so weit entwickelt gewesen, wie die dargestellte, so müssten wir doch bei einem Vergleich der Fig. 43 und 42 der letzteren unbedingt den Vorzug geben und somit zum mindesten den fördernden Einfluss des Eisens auf die Entwicklung der *Echinus*-Eier anerkennen. Nun aber repräsentirten die der Fig. 43 ähnlichen Larven höchstens 3% der Gesamtzahl, welche im Übrigen aus weiter in der Entwicklung zurückgebliebenen Keimen bestand. Die besten von diesen waren jener Larve ähnlich, welche in Fig. 44 dargestellt ist. Sie besaßen also einen Urdarm, der mehr oder weniger lang war, und zum Theil auch normal angelegte Kalknadeln. Ihre äußere Form stimmte nie vollkommen mit der normaler Gastrulae überein. Verhältnismäßig gesund sahen sodann auch noch jene Larven aus, von denen eine in Fig. 45 wiedergegeben ist. Dieselben hatten die Organisationshöhe einer Blastula nicht überschritten, konnten aber trotzdem zum Theil schwach und abnorm entwickelte Kalknadeln aufweisen. Auch Pigment war bei manchen derselben, z. B. bei Fig. 45 wahrzunehmen. Von der Wandung normaler Blastulae unterschied sich diejenige dieser blastulaförmigen Larven dadurch, dass sie nicht hell und glänzend, sondern grünlich-trübe aussah. Das Gros der Keime wurde endlich von ganz abenteuerlich-verzerren, trüben, wimpernden Larven repräsentirt, von denen eine in Fig. 46 zu sehen ist. Von einer regelmäßigen Organisation lässt sich an derselben nichts wahrnehmen, nur regellose, dicht zusammengedrückte Falten fallen an der vegetativen Seite auf.

Vergleichen wir nun dieses Gros abenteuerlicher, zurückgebliebener Larven mit den gleichmäßig entwickelten, schönen Pluteis der beiden eisenhaltigen Kulturen (Fig. 42), so können wir erst recht nicht anders als die Unentbehrlichkeit des Eisens für die normale Entwicklung der *Echinus*-Eier zugeben.

An den folgenden Tagen entwickelten sich die Plutei in den beiden eisenhaltigen Zuchten und die verhältnismäßig gesunden Larven in der eisenfreien Mischung noch etwas weiter. Die ersteren erhielten längere Anal- und Oralfortsätze und von den zweiten die besten einen vollständigen Darmtractus mit definitiver Mundöffnung. In Fig. 47 ist eine von diesen Larven abgebildet; dieselbe ist aus einer Form hervorgegangen, wie sie in Fig. 43 wahrzunehmen ist, während die in Fig. 48 dargestellte Larve als Abkömmling einer Gastrula anzusehen ist, wie wir sie in Fig. 44 wiedergegeben haben. Das Gros der Larven in der eisenfreien Mischung stand auch jetzt noch auf einer sehr tiefen Stufe der Ausbildung, wie die beiden Fig. 49a und b beweisen, die an demselben Tage wie die beiden weiter entwickelten Larven gezeichnet wurden. Vergleichen wir die vier Larven aus der Kultur ohne Eisen mit dem schönen, großen Pluteus aus der Zucht mit FeCl_3 -Zusatz (Fig. 50), so fällt der Unterschied sofort in die Augen, selbst wenn wir uns bei der Vergleichung nur an die beiden besten Larven aus der eisenfreien Zucht halten wollten, die aber in der That nur einen geringen Bruchtheil der Gesamtzahl repräsentirten, während die Plutei der eisenhaltigen Mischungen durchweg dem dargestellten¹⁾ ähnlich waren.

Die letzte Durchmusterung der Versuchsgefäße fand am 23./2. 5 p. m. statt. In der eisenfreien Kultur waren jetzt die allermeisten bereits todt, so dass nur noch vier Larven von der Organisation der in Fig. 47 und 48 dargestellten herausgefischt werden konnten, während in den beiden Mischungen mit Eisen noch alle Plutei am Leben waren.

Nach diesem Resultate halte ich die Unentbehrlichkeit des Eisens für die normale Entwicklung der *Echinus*-Eier für vollkommen erwiesen, denn die Bedingungen waren in den Kulturen ganz die gleichen mit Ausnahme, dass in dem einen Falle Eisen vorhanden

¹⁾ An dem Pluteus fällt die verschiedene Länge der Analfortsätze auf. Dies kommt daher, dass der eine bereits wieder etwas zusammengeschrumpft ist, eine Erscheinung, die bei den ausgebildeten Pluteis in den meisten Zuchten immer nach kürzerer oder längerer Zeit wahrscheinlich theils aus Sauerstoff-, theils aus Nahrungsmangel eintritt.

war, in dem anderen aber fehlte. An der minimalen Erhöhung der Konzentration durch das Eisen konnte aber die bessere Entwicklung der Eisen-Zuchten deswegen nicht liegen, weil die zweite Kultur ohne Eisen, aber mit NaCl-Zusatz sich nicht nur nicht besser, sondern sogar schlechter verhielt, als die erste ohne denselben.

Abgesehen von dem Hauptresultate des Nachweises der Unentbehrlichkeit des Eisens haben wir aber durch unsere Versuchsreihe zu gleicher Zeit noch zwei Nebenresultate zu Tage gefördert, deren Bedeutung nicht zu unterschätzen ist.

Das erste wird uns klar, wenn wir nach dem Grunde des verschiedenen Verhaltens der beiden eisenfreien Mischungen fragen, von denen die eine einen Zusatz von 0,2% NaCl erhalten hatte und die Folgen des Eisenmangels noch deutlicher erkennen ließ als die andere. Woran lag dies? Man könnte zunächst daran denken, dass der Zusatz von 0,2% NaCl schädigend auf die Entwicklung der Eier gewirkt hat, und dass die nachtheiligen Folgen davon sich mit dem schädigenden Einfluss des Eisen-Mangels kombinirt haben, so dass die Gesamtwirkung nothgedrungen eine energischere sein musste. Dieser Möglichkeit steht nun aber die Thatsache gegentüber, dass ein Zusatz von 0,2% NaCl — wie bereits oben betont — an und für sich nicht nachtheilig ist, wie sich durch andere Versuche herausgestellt hat. Ich glaube, wir müssen deshalb diesen ersten Erklärungsversuch aufgeben. Auch an eine zufällige Verunreinigung des Gefäßes mit der Mischung von höherem NaCl-Gehalt durch eine schädliche Substanz ist nicht zu denken, weil das Glas vor der Benutzung tüchtig mit Säuren und warmem und kaltem destillirten Wasser gereinigt und außerdem nie zu etwas Anderem als zu Versuchszuchten verwendet worden war. Da nun auch die Flüssigkeit in beiden eisenfreien Kulturen dieselbe war, so bleibt meiner Ansicht nach nichts Anderes übrig, als die etwas bessere Entwicklung der Eier in der eisenfreien Mischung ohne den NaCl-Zusatz auf eine nachträgliche Verunreinigung durch Eisenspuren zurückzuführen. Ich benutzte zu meinen Versuchen immer denselben Satz von Gläsern, und da sich nun bisweilen in den eisenhaltigen Mischungen nachträglich ein geringfügiger Niederschlag von Eisen an den Wänden absetzte, so ist es nicht ausgeschlossen, dass in dem vorliegenden Falle trotz tüchtiger Reinigung doch Spuren davon am Glase haften geblieben waren und durch ihre nachträgliche Lösung das Resultat etwas trübten.

Ogleich also meiner Meinung nach der geschilderte Versuch

nicht einmal vollkommen rein war, so trat doch in ihm — wie wir oben gesehen haben — der Mangel an Eisen in frappanter Weise hervor, und es muss hiernach die Unentbehrlichkeit dieses Metalls nur um so fester begründet erscheinen.

Das zweite Nebenresultat ergibt sich aus dem auffallend verschiedenen Verhalten der Eier in der »eisenfreien« Mischung ohne den Kochsalzzusatz. Während nämlich einige in derselben einen dreigliederigen Darm mit Mund erhielten, blieben die anderen vollkommen darmlos oder bekamen nur einen unbedeutenden Urdarmansatz. Das Material, welches zu dem Versuch benutzt worden war, stammte nun nicht von einem einzigen, sondern von mehreren Weibchen her; es geht also aus dem Verhalten unserer Kultur hervor, dass die Empfindlichkeit der Eier von *Echinus* gegen Eisenmangel starken individuellen Schwankungen unterworfen ist, die zwischen den Eiern verschiedener Weibchen besonders hervortreten. Auch diese Thatsache verdient bei der Anstellung von Versuchen mit eisenfreien und eisenhaltigen Mischungen Beachtung. Ob der Grund für diese individuell verschiedene Empfindlichkeit in einem verschieden großen Reservequantum von Eisen, das die Eier während ihres Verweilens im Ovarium aufgestapelt haben, zu suchen ist oder ob derselbe ganz wo anders liegt, werden vielleicht quantitativ-chemische Untersuchungen unentwickelter Eier entscheiden können.

Alle bis jetzt angeführten Beweise für die Unentbehrlichkeit des Eisens wurden mit Kulturen von *Echinus*-Eiern erzielt. Ich will desshalb im Folgenden schließlich noch die Versuche mit *Sphaerechinus*-Eiern zur Sprache bringen, obgleich dieselben kein so deutliches Zeugnis für die Nothwendigkeit des betreffenden Metalls ablegen.

Zu den Versuchen wurden dieselben Mischungen benutzt, welche auch zu den eben geschilderten *Echinus*-Zuchten dienten; es kamen jedoch nur die eisenfreie Mischung ohne Kochsalzzusatz und die eisenhaltige mit FeCO_3 zur Verwendung. Am 10.2. 6 $\frac{1}{2}$ p. m. wurde die erste Versuchsreihe angesetzt, deren Resultat folgendes war:

In der eisenfreien Mischung starb eine große Anzahl der Eier bereits vor der Bildung der Blastula ab, die übrigen (etwas mehr als die Hälfte) entwickelten sich zu trüben Larven, welche an den ersten Tagen bewegungslos am Boden lagen und zum Theil nur aus einem Theil des Furchungszellenmaterials hervorgegangen waren. Noch am 13. Nachmittags waren in der Kultur ohne Eisen fast nur solche trübe, schwärzliche Blastulae vorhanden. Nur einige wenige

hatten einen minimalen Urdarmansatz bekommen, während in der eisenhaltigen Mischung bereits Gastrulae umherschwammen. Letztere entwickelten sich an den folgenden Tagen zu Pluteis, von denen einer in Fig. 51 dargestellt ist. In der Zucht ohne Eisen erreichten dagegen die Larven höchstens jene Organisationshöhe, welche von den Fig. 52a und b repräsentirt wird, und dies gelang noch dazu nur sehr wenigen. Auffallend an diesen Larven waren die großen Kugeln im Blastocöl, welche aus verschmolzenen Mesenchymzellen hervorgegangen waren. Im Übrigen besaßen sie einen kürzeren oder längeren Urdarm und rudimentäre Kalknadelchen, die bisweilen in einer größeren Zahl als gewöhnlich auftraten. Der Unterschied zwischen den beiden Kulturen ohne und mit Eisen war also äußerst frappant, wie ein Blick auf die gegebenen Abbildungen deutlich erkennen lässt. Da nun im Übrigen die Bedingungen in beiden Zuchten dieselben waren, so müssen wir hiernach die Anwesenheit von Eisen im umgebenden Medium auch nothwendig für die normale Entwicklung der Eier von *Sphaerechinus* erklären.

Eigenthümlicher Weise erhielt ich aber bei einer Wiederholung des Versuchs am 18./2. 6 p. m. mit ganz den gleichen Mischungen ein anderes Resultat. Ich vermochte nämlich jetzt einen deutlichen Unterschied in der Entwicklung der Eier im eisenfreien und eisenhaltigen Medium nicht zu konstatiren. Am 20./2. 5 $\frac{1}{4}$ p. m. schwammen in beiden Gastrulae herum und am 22./2. hatten es dieselben bereits zu jungen Pluteis gebracht. Woran lag dieses merkwürdige Resultat?

Ich dachte zunächst an eine Verunreinigung der Kulturgefäße durch Spuren von Eisen, musste jedoch diese Vermuthung angesichts der Ergebnisse einer zweiten Versuchsreihe vom 23./2. fallen lassen. Dieselbe bestand aus drei Einzelkulturen: einer eisenfreien und einer eisenhaltigen in Glasdosen, welche noch nicht zu Versuchen benutzt und gründlich mit Salz- und Salpetersäure gereinigt und mit destillirtem Wasser ausgekocht worden waren, und endlich einer zweiten eisenfreien Mischung in demselben Gefäß, in dem vorher die Zucht ohne Eisen vom 18./2. gezogen worden war. Dasselbe wurde vor der Benutzung nicht gründlich mit Säuren gereinigt, sondern nur einmal mit destillirtem Wasser ausgespült. Ein wahrnehmbarer Unterschied in der Entwicklung der Eier stellte sich jedoch in der Folge in den verschieden gereinigten Gefäßen nicht heraus, da in allen das Plutensstadium erreicht wurde. Das Resultat vom 18./2. konnte

also nicht an dem Versuchsgefäß der eisenfreien Mischung gelegen haben.

Es blieben in Folge dessen noch zwei Möglichkeiten übrig: einmal nämlich die Erklärung des abweichenden Resultats durch die verschieden große Empfindlichkeit der Eier gegen den Eisenmangel und zweitens durch nachträgliche Verunreinigung der Versuchsmischung im Aufbewahrungsgefäß durch Eisenspuren.

Die Thatsache der verschieden großen Empfindlichkeit der Eier gegen Eisenmangel haben wir sowohl oben bei Schilderung der eisenfreien *Echinus*-Kulturen wie oben bei Darlegung des Schicksals der *Sphaerechinus*-Zucht ohne Eisen vom 10./2. kennen gelernt. In der letzteren starben nämlich manche Eier bereits vor Bildung der Blastula ab, während andere das Gastrulastadium erreichten. Es wäre also sehr wohl möglich, dass sich die Eier gewisser *Sphaerechinus*-Weibchen wegen ihrer geringen Empfindlichkeit gegen Eisenmangel, die von einem größeren Reservequantum von diesem Metall herrühren mag, auch in einer eisenfreien Mischung zu Pluteis entwickeln können.

Aber auch die Erklärung durch nachträgliche Verunreinigung der Versuchsmischung durch Eisenspuren hat manche Wahrscheinlichkeitsgründe für sich. Hier fällt zunächst ins Gewicht, dass ich kurz nach Herstellung der Mischung am 10./2. mit Eiern von *Sphaerechinus* ein deutliches positives Resultat erhielt, am 18./2. und 23./2. dagegen, nachdem die Mischung länger gestanden hatte, nicht. Dies spricht entschieden zu Gunsten der Möglichkeit, dass die Mischung nachträglich durch Eisenspuren verunreinigt worden war. Diese letzteren konnten aber zweierlei Ursprung haben; einmal nämlich aus Staub, der in die Mischung gerathen war, oder aus der Gefäßwand selbst. Ich hielt zwar das Aufbewahrungsglas sorgfältig mittels Glasstöpsel verschlossen und schützte außerdem den Ausguss durch eine übergestülpte Papierdüte vor Verunreinigung, da aber die Mischung sehr häufig benutzt worden und das Gefäß deshalb öfter geöffnet worden war, so ist es in Anbetracht dessen, dass die Arbeitsräume nicht gerade staubfrei waren, doch möglich, dass geringe Eisenspuren zufällig in die Mischung gelangt sind.

Doch auch mit der Verunreinigung durch Eisenspuren aus der Glaswand ist zu rechnen, zumal ich zum Aufbewahren der Versuchsflüssigkeit gewöhnliche, weiße Natrongläser benutzte. Zu wie bedenklichen Versuchsfehlern der Eisengehalt der benutzten Glasgefäße führen kann, hat u. A. C. MÜLLER in seinen »kritischen Unter-

suchungen über den Nachweis des maskirten Eisens in der Pflanze etc.¹⁾ deutlich nachgewiesen.

Da die angeblich eisenfreie Mischung mit dem Versuch vom 23./2. aufgebraucht worden war, so war es mir leider nicht möglich, einen sicheren Beweis für die Richtigkeit der einen oder anderen Erklärungsmöglichkeit zu liefern, doch werde ich unter Beibringung einigen Beweismaterials im folgenden Abschnitt wenigstens den Versuch machen, eine Entscheidung der Frage in dem einen oder anderen Sinne herbeizuführen. Jedenfalls steht aber schon jetzt so viel fest, dass die beiden Kulturen nicht geeignet sind, die positiven Resultate meiner zahlreichen anderen Versuche zu widerlegen.

b. Experimente mit CaCO_3 -freien Mischungen.

Die Gründe, welche mich veranlassten, zur noch festeren Begründung der Unentbehrlichkeit des Eisens für die Entwicklung der Seeigeleier auch Versuche mit einfachen, CaCO_3 -freien künstlichen Seewassermischungen anzustellen, gehen aus folgenden Auseinandersetzungen hervor: FeCO_3 ist ebenso wie CaCO_3 in kohlensäurehaltigem Wasser löslich, und zwar nimmt man an, dass der Kalk als doppelt-kohlensaurer von der Zusammensetzung $\text{Ca} < \begin{smallmatrix} \text{HCO}_3 \\ \text{HCO}_3 \end{smallmatrix}$ in der Lösung vorhanden sei. Wir haben desshalb zur Herstellung unserer eisenfreien Versuchsmischungen Kohlensäure zur Lösung des kohlensauren Kalkes durchleiten müssen. Nun aber wirkt bekanntlich Kohlensäure, falls ein gewisses Maß überschritten wird, schädigend auf die Entwicklung ein. Man könnte in Folge dessen zur Annahme geneigt sein, dass sich die Eier in den eisenfreien Mischungen deswegen schlechter entwickelten als in den eisenhaltigen, weil in den ersteren trotz Durchlüftung, Schütteln und Filtriren, doch ein Überschuss von Kohlensäure vorhanden war, der auf die Eier schädigend wirkte. Dieser Überschuss wäre aber durch Zufügung von kohlensaurem Eisenoxydul unter Bildung von $\text{Fe} < \begin{smallmatrix} \text{HCO}_3 \\ \text{HCO}_3 \end{smallmatrix}$ gebunden und unschädlich gemacht worden, so dass sich die Eier in den eisenhaltigen Mischungen also nicht desshalb besser und weiter entwickelten, weil Eisen in ihnen vorhanden war, sondern weil die schädigende Wirkung der überschüssigen Kohlensäure dadurch aufgehoben wurde.

¹⁾ Berichte d. deutsch. bot. Ges. Bd. 11. 1893. pag. 252—272.

Dieser Einwand hätte zwar eine gewisse Berechtigung, wenn ich die Unentbehrlichkeit des Eisens mit einem einzigen Versuch und mit einer einzigen eisenfreien Mischung hätte nachweisen wollen, er verliert aber diese Berechtigung, wenn man mit zahlreichen Versuchen mittels vier verschiedener eisenfreier Mischungen, von denen jede für sich hergestellt, durchlüftet, filtrirt und geschüttelt worden ist, und manche längere Zeit mit Luft in Berührung stehen geblieben war, dasselbe Resultat erhält. Da es nun aber zur festen Begründung eines Satzes nur nützlich sein kann, wenn man selbst spitzfindige Einwände gleich von vorn herein gründlich widerlegt, habe ich auch Versuche mit eisenfreien und eisenhaltigen Mischungen ohne CaCO_3 angestellt. Da durch dieselben also keine Kohlensäure durchgeleitet worden war, so konnte in ihnen auch kein schädigender Überschuss, sondern nur so viel vorhanden sein, als eine jede Seewassermischung von gleicher Zusammensetzung, bei gleicher Temperatur und gleichem Druck bei Durchlüftung mit atmosphärischer Luft aufnehmen muss.

Die eisenfreie Mischung, zu der selbstverständlich die garantirt reinen MERCK'schen Salze verwendet wurden, hatte folgende Zusammensetzung: 3% NaCl , 0,07% KCl , 0,5% MgSO_4 , 0,1% CaSO_4 und $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ (so viel sich löste). Ein Theil der Mischung wurde nachträglich am 1./3. mit etwas kohlensaurem Eisenoxydul versetzt, dessen ungelöster Rückstand am 2./3. abfiltrirt wurde. Es stellte sich in der Folge heraus, dass trotz des Unterbleibens der Kohlen säuredurchleitung doch genügend Eisen gelöst worden war.

Von den Versuchen, welche mit den beiden Mischungen angestellt wurden, will ich zunächst einen erwähnen, der am 8./3. 6 $\frac{1}{2}$ p. m. mit Eiern von *Echinus* — wie alle anderen — angesetzt worden war und ein interessantes Nebenresultat zu Tage förderte. In der eisenhaltigen Kultur machte sich nämlich eine ganz auffallende Neigung zur Mehrfachbildung geltend, wie ich sie in Mischungen mit nachträglichem Eisenzusatz in einem schwächeren Maße öfter¹⁾, in einem solchen aber noch niemals beobachtet hatte. Nur selten war eine Larve aus dem ganzen Furchungszellenmaterial hervorgegangen, die meisten Eier hatten vielmehr mehreren kleinen Blastulis den Ursprung gegeben, und zwar waren nicht nur Zwillinge, Drillinge und Vierlinge, sondern in der Mehrzahl der Fälle sogar eine größere Zahl, bis zu zehn kleiner Larven aus einem Ei entstanden. Die

¹⁾ Vgl. hierzu oben pag. 762 Anm.

kleinen Blastulae lagen am 9./3. meist noch dicht bei einander, so dass die betreffenden Eier bei ganz schwacher Vergrößerung wie zurtückgebliebene Furchungsstadien aussahen, bis man an der Wimperbewegung erkannte, dass die vermeintlichen Furchungskugeln viele kleine Larven waren. Da dieselben zum Theil mehr oder weniger eng mit einander verwachsen blieben, so schwammen an den darauffolgenden Tagen zum Theil recht abenteuerliche Formen in der Zucht mit Eisen herum. Die größeren Larven gastrulirten am 10. und erhielten schließlich Wimperring und dreigliederigen Darm mit Mundöffnung. Kalknadeln fehlten vollständig, und so lange die Kultur beobachtet wurde, kamen auch keine, selbst nicht in rudimentärer Form zur Entwicklung. Musste schon desswegen die äußere Form der Larven mit Pluteusdarm von der Norm abweichen, so that sie dies noch mehr, weil die äußere Körperbedeckung nicht aufgebläht und straff gespannt, sondern in Folge des CaCO_3 -Mangels zusammengefallen war.

Das Aussehen der Larven der eisenhaltigen Zucht war in Folge dessen nicht gerade das beste, aber trotzdem verdient die Kultur doch unbedingt den Vorzug vor der anderen, eisenfreien. In derselben war zwar von der merkwürdigen Neigung zur Mehrfachbildung nichts zu bemerken, es gingen vielmehr die Blastulae aus dem ganzen Furchungszellenmaterial hervor, ihr Aussehen war jedoch abnorm und zu einer Weiterentwicklung kam es bei keiner einzigen. Am 10./3. waren bereits die meisten zerfallen, am 11./3. lebten noch einige und am 12. war die ganze Kultur abgestorben, während in der mit Eisen Larven mit vollständigem Pluteusdarm vorhanden waren. Wir können also auch nach diesem Resultate mit der abgeänderten Methode nicht umhin, die Unentbehrlichkeit des Eisens für die normale Entwicklung der *Echinus*-Eier als Thatsache anzuerkennen.

Ein noch größerer Unterschied stellte sich zwischen den beiden Kulturen ohne und mit Eisen bei einer anderen Versuchsreihe vom 26./3. 1897 6 p. m. heraus, zu der wiederum Eier von *Echinus* zur Verwendung kamen. In der eisenfreien Mischung starben nämlich die Eier bereits während der Furchung ab, nachdem sie sich in 8 bis höchstens 32 Zellen getheilt hatten. In der eisenhaltigen dagegen, in der übrigens eine Neigung zur Mehrfachbildung wie oben nicht auffiel, entstanden Larven von typischer innerer Pluteusorganisation, die im Gegensatz zu jenen der zuerst erwähnten eisenhaltigen Zucht aufgebläht waren und sogar zum Theil dünne rudimentäre Kalknadeln aufwiesen. Da in dem Gefäß, welches zur

Aufbewahrung der eisenhaltigen Flüssigkeit diene, einige Körnchen FeCO_3 liegen geblieben waren, so hatte sich wahrscheinlich seit dem Termin des ersterwähnten Versuchs noch etwas mehr Eisencarbonat gelöst, und da in der Mischung CaSO_4 vorhanden war, war auch die Möglichkeit der Bildung von kohlensaurem Kalke gegeben. Letzterer ist also meiner Meinung nach während des längeren Stehenbleibens der eisenhaltigen Mischung in geringer Menge gebildet worden, und diese reichte hin, um die Straffspannung der Körperwand und die Anlage rudimentärer Kalknadeln bei einem Theile der Larven herbeizuführen.

Die letzte *Echinus*-Kultur mit der CaCO_3 -freien Mischung ohne Fe wurde am 24./4. 6 $\frac{1}{4}$ p. m. angesetzt. Das Resultat war ebenso frappant wie das vorhergehende. In der Mischung ohne Fe starben die Eier bereits während der Furchung ab, in der eisenhaltigen entwickelten sie sich dagegen zu Larven von Pluteusorganisation mit rudimentärem, abnormem Kalkgerüst, wie Fig. 53 erkennen lässt. Von besonderer Wichtigkeit ist bei diesem Versuche die Thatsache, dass die eisenfreie Mischung bereits am 1. März fertiggestellt worden, also ca. 8 Wochen mit den Glaswänden in Berührung geblieben war, ohne dass das Resultat durch Eisenspuren, die von der künstlichen Seewassermischung eventuell aus dem Glase aufgenommen sein konnten, getrübt worden wäre.

Wichtig ist ferner, dass ein anderer Theil derselben eisenfreien Mischung in dem gleichen Gefäße aufbewahrt worden war, in welchem sich die Lösung befunden hatte, mit welcher die beiden abweichenden Resultate an Eiern von *Sphaerechinus* erzielt worden waren. Das Gefäß war absichtlich nicht mit Säure gereinigt, sondern vor Einfüllen der neuen eisenfreien Mischung nur leicht mit destillirtem Wasser ausgespült worden. Ich hoffte, dass die Mischung, wie vielleicht die zu den *Sphaerechinus*-Versuchen verwendete, nach langer Berührung mit der Gefäßwand eisenhaltig werden und in Folge dessen abweichende Resultate ergeben würde. Dies trat aber nicht ein. Denn am 24./4., nachdem die Lösung also ca. 8 Wochen stehen geblieben war, starben die Eier in der Mischung ebenfalls während der Furchung ab, verhielten sich also genau so wie jene Eier, welche in die Lösung ohne Fe gebracht worden waren, die bei den vorstehenden Versuchen verwendet wurde und in einer gut mit Säure gereinigten Kochflasche aufbewahrt worden war.

Eine andere eisenfreie Lösung, welche im Januar 1897 zubereitet worden war, ergab noch am 26./3., nachdem sie über 3 Monate mit

der Gefäßwand in Berührung geblieben war, mit Eiern von *Echinus* dasselbe Resultat wie zu Anfang: die Eier starben in ihr während der Furchung ab.

Nun aber war die Mischung, welche mit Eiern von *Sphaerechinus* zweimal abweichende Resultate ergeben hatte, nur ca. 14 Tage mit der Gefäßwand in Berührung geblieben. Ich glaube desshalb nicht, dass man für die betreffenden Resultate die Lösung von Eisenspuren aus dem Glase durch die künstliche Seewassermischung verantwortlich machen kann.

Da nun ferner die so lange eisenfrei gebliebenen Mischungen ebenfalls häufig benutzt und durch Öffnen des Gefäßes der zufälligen Verunreinigung durch Staub ebenso ausgesetzt waren wie die Lösung, welche die abweichenden Resultate ergab, so neige ich sehr dazu, letztere auf die individuell sehr verschieden große Empfindlichkeit der *Sphaerechinus*-Eier gegen Eisenmangel zurückzuführen. Während also bei *Echinus* die individuellen Schwankungen in der Empfindlichkeit gegen das Fehlen von genügend Eisen nie die Nothwendigkeit des Eisens verschleiern können, denn meine zahlreichen Versuche sind in dieser Hinsicht immer unzweideutig ausgefallen, können bei *Sphaerechinus* die Schwankungen so groß sein, dass in einzelnen Fällen die Unentbehrlichkeit des Eisens mit ihnen nicht nachgewiesen werden kann. Überhaupt zeigten sich die Eier von *Sphaerechinus granularis* dem Mangel eines unentbehrlichen Stoffes gegenüber widerstandsfähiger als diejenigen von *Echinus microtuberculatus*. Ob die größere oder geringere Empfindlichkeit der Seeigeleier gegen Eisenmangel von einem geringeren oder größeren Reservequantum an Eisen abhängt oder in einem ganz anderen Umstande seinen Grund hat, können vielleicht chemische Untersuchungen entscheiden.

Ich neige also der ersten der oben pag. 772 aufgestellten Alternativen in dem gerade vorliegenden Falle zu; trotz alledem möchte ich keineswegs in Abrede stellen, dass unter Umständen nicht auch die Lösung von Eisenspuren aus der Glaswand die Nothwendigkeit des Eisens für die Entwicklung verschleiern kann.

B. Versuche mit späteren Entwicklungsstadien.

Die Unentbehrlichkeit des Eisens auch für spätere Entwicklungsstadien lernte ich zu derselben Zeit kennen, zu der ich überhaupt zum ersten Male auf die Nothwendigkeit dieses Metalls bei einer Versuchsreihe ohne und mit Kalium aufmerksam wurde. Es war

dieses — wie bereits erwähnt — in einer Kultur vom 28./1. 1897 geschehen, die mit Eiern von *Echinus* angesetzt worden war. Von demselben Eimaterial brachte ich an dem darauffolgenden Tage Blastulae ohne Mesenchym in dieselben Mischungen ohne und mit Kalium, welche auch zu den Eizuchten benutzt worden waren. Beim Endresultat der beiden Parallelkulturen trat nun zwar die Nothwendigkeit des Kaliums deutlich hervor, aber in der Mischung mit Kalium entstanden trotzdem keine vollkommen normalen Plutei, was eigentlich der Fall hätte sein sollen, da alle Elemente, die ich bis dahin für unentbehrlich hielt, in der Lösung vorhanden waren. Die Larven bekamen zwar Wimperring und dreigliedrigen Darm mit Mundöffnung, aber nur ein mehr oder weniger rudimentäres Kalkgerüst und in Folge dessen auch eine von der Norm abweichende äußere Gestalt. In einzelnen Fällen fehlte sogar das Skelet gänzlich. Sodann war auch die innere Organisation nicht so typisch, wie sie eigentlich hätte sein sollen, da der Darm nie so schön aufgebläht, ja bisweilen direkt kränklich war.

Wie wir oben gesehen haben, hatte ich auch bei chemisch-reinen Kalium-Kulturen mit Eiern ein abweichendes Resultat erhalten. Es gelang mir nun aber, dasselbe mit der größten Deutlichkeit auf das Fehlen von Eisen in den Mischungen mit »grantirt reinen« MERCK'schen Salzen zurückzuführen. Die Vermuthung lag in Folge dessen nahe, auch das auffallende Verhalten der Blastulae-Kulturen auf das Fehlen dieses Metalls zurückzuführen.

Zur Prüfung dieser Annahme wurden am 4./2. 3 $\frac{1}{2}$ p. m. Blastulae von *Echinus*, die noch kein Mesenchym besaßen oder mit seiner Bildung eben begonnen hatten, in die gleiche Mischung mit Kalium gebracht, die aber in dem einen Falle nachträglich mit FeCO_3 versetzt worden, im anderen dagegen davon freigeblieben war. In der eisenhaltigen Kultur entwickelten sich jetzt schöne normale Plutei mit langen Fortsätzen, während in der eisenfreien dasselbe Resultat erhalten wurde wie zuvor. Die Larven erhielten nämlich zwar die innere Organisation eines Pluteus; doch wurde der Scheiteltheil wegen der mehr oder weniger rudimentären Skeletentwicklung nur bei manchen spitz. Außerdem ließ auch das Aussehen des Darmes sehr häufig zu wünschen übrig.

Das Resultat der Parallelkultur mit und ohne Eisen war also ausgezeichnet; es bewies, dass die mangelhafte Entwicklung der Blastulae in der oben erwähnten Kalium-Mischung, zu der nur chemisch-reine Salze von MERCK verwendet worden waren, an dem

Mangel an Eisen lag, und dass somit die Anwesenheit dieses letzteren Metalls im umgebenden Medium auch für die normale Weiterentwicklung der Blastulae zu vollständigen Pluteis unentbehrlich ist.

Mit noch größerer Deutlichkeit trat dies in einer anderen Kultur hervor, welche am 1./2. 1897 9 $\frac{1}{2}$ a. m. mit freischwimmenden *Echinus-Blastulis* ohne Mesenchym angesetzt wurde. Es wurden zu derselben die gleichen Mischungen ohne und mit Eisen benutzt, welche bei dem, im Abschnitt A a erwähnten Versuche vom 10./2. zur Verwendung gekommen waren. Bereits am 12./2. 6 p. m. war ein gewaltiger Unterschied zwischen den beiden Zuchten zu konstatiren. In der eisenfreien lagen fast alle Larven am Boden und nur ganz vereinzelt schwammen frei im Wasser umher. Das Gros von ihnen hatte zwar Mesenchym, doch nur z. Th. einen Urdarmansatz bekommen. Ihre Größe war unternormal, da sie etwas zusammengeschrumpft waren. Nur eine kleine Anzahl hatte annähernd normale Dimensionen, annähernd normales Aussehen und einen Urdarm, der in seltenen Fällen normale Länge erreicht hatte. Auch dünne Dreistrahler waren bei diesen letzteren, verhältnismäßig gesunden Larven bisweilen zu sehen. Im schroffen Gegensatz hierzu stand die Zucht mit Eisen. In ihr schwammen sehr viele Larven frei umher und alle hatten es bereits zu ausgebildeten Gastrulis mit abgeflachter, künftiger Mundseite und Dreistrahlern gebracht. Letztere erhielten an den folgenden Tagen typische Pluteusorganisation, und manche von ihnen wurden auch äußerlich normalen Pluteis gleich, während allerdings bei der Mehrzahl die Entwicklung des Skelettes zurückblieb und in Folge dessen die vollständige Ausbildung der äußeren Form nicht erreicht wurde. Im Gegensatz hierzu kam es in der eisenfreien Kultur nicht einmal zur Ausbildung einer typischen inneren Pluteusorganisation, geschweige dass die äußere Form auch nur in einem einzigen Falle pluteusähnlich wurde. Am 13./2. 3 $\frac{3}{4}$ p. m. besaß ein Theil der Larven immer noch keinen Urdarm, die Mehrzahl hatte aber einen solchen erhalten, und zwar reichte derselbe meist durch das ganze Blastocöl hindurch, ja wies sogar in einzelnen Fällen eine schwach angedeutete Darmgliederung auf. Am folgenden Tage hatte sich das Bild nur wenig verändert; immer noch war nur bei einigen die Darmgliederung angedeutet und immer noch fehlte bis auf einen beobachteten Fall die Mundöffnung. Dazu kam, dass auch die besten Larven der Kultur von geringerer Größe als normal waren und wegen des grünlich-trüben Aussehens der Gewebe einen kränk-

lichen Eindruck machten. Mit dem 14./2. war die Entwicklung der Kultur ohne Eisen abgeschlossen. Es ging von jetzt ab bergab. Am 17./2. waren nur noch einige, ganz kränkliche und trübe Larven vorhanden, während in der eisenhaltigen Zucht die Larven von Pluteusorganisation noch alle am Leben waren.

Das Versuchsergebnis war also auch hier so schlagend, wie man es sich nur wünschen konnte. Abgesehen von der Unentbehrlichkeit des Eisens auch für spätere Entwicklungsstadien können wir aus ihm auch noch eine andere Folgerung ziehen.

Die Eier, aus denen sich die Blastulae entwickelt hatten, die zu dem eben geschilderten Versuche benutzt worden waren, entwickelten sich in derselben eisenfreien Mischung, in der die Blastulae zum größeren Theil zu Gastrulis, ja bisweilen sogar zu Larven mit schwach dreigliedrigem Darm wurden, nur bis zum Blastulastadium, auf dem sie in einzelne Zellen zerfielen und abstarben. Meiner Ansicht nach lässt sich aus dieser Verschiedenheit der eisenfreien Kulturen mit Eiern und Blastulis schließen, dass die letzteren während ihres Aufenthaltes in natürlichem Meerwasser bereits eine gewisse Quantität Eisen aufgenommen haben, die sie befähigt, in einer eisenfreien Mischung ein späteres Entwicklungsstadium zu erreichen, als sie erlangt haben würden, wenn sie von Anfang an in der Mischung gezogen worden wären. Wir dürfen in Folge dessen auch nicht bei Versuchen mit späteren Entwicklungsstadien derartige frappante Unterschiede zwischen den eisenfreien und eisenhaltigen Kulturen erwarten, wie man sie mit ungeführten Eiern erhält.

Trotz alledem ist es mir gelungen, selbst noch zwischen eisenfreien und eisenhaltigen Zuchten eine deutliche Differenz zu konstatiren, in welche am 12./2. 1897 10 $\frac{1}{2}$ a. m. ausgebildete Gastrulae von *Echinus* gebracht worden waren. Bereits am darauffolgenden Nachmittag waren in der Mischung ohne Eisen die meisten zusammengeschrunpft, von grünlich-trübem Aussehen und im Absterben begriffen. Nur der kleinere Rest der Larven war noch verhältnismäßig groß, besaß einen undeutlich dreigliedrigen Darm, der z. Th. bereits mittels der definitiven Mundöffnung mit der Außenwelt in Kommunikation stand. In der Zucht mit Eisen waren dagegen noch alle am Leben, sie hatten bereits die innere Organisation eines Pluteus, doch nur z. Th. einen spitzen Scheiteltheil bekommen, da die Skelettentwicklung etwas zurückgeblieben war. Die Larven der eisenfreien Kultur ließen am 14./2. 5 $\frac{1}{4}$ p. m. keine weiteren Fortschritte erkennen; die meisten waren vielmehr bereits todt, und auch

die überlebenden sahen trüb und kränklich aus. Die Kalknadeln waren auf demselben Stadium der Ausbildung geblieben, auf dem sie sich befanden, als die Gastrulae in die Mischung übergeführt wurden. Im gewaltigen Gegensatz hierzu waren die Larven in der Kultur mit Eisen alle am Leben, besaßen typische innere Pluteusorganisation, und manche waren auch äußerlich in Folge der Entwicklung der Fortsätze normalen Pluteis ähnlich geworden.

Also ist auch für die vollständige Umwandlung der ausgebildeten Gastrulae in Plutei die Anwesenheit von Eisen im umgebenden Medium unumgänglich nothwendig.

Durch eine Kultur vom 14./2. 11 a. m. stellte es sich nun weiter heraus, dass selbst für ausgebildete Plutei von *Echinus* das Fehlen oder Vorhandensein von Eisen im Wasser nicht gleichgültig ist. Während der ersten Tage nach Beginn des Versuches machte sich zwar noch kein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Kulturen ohne und mit Eisen bemerkbar, ein solcher fiel aber am 18./2. 5³/₄ p. m. in die Augen. In der eisenfreien waren nämlich jetzt bereits viele vollständig zerfallen und die übrigen, der größere Theil, in Degeneration begriffen, die mit den Fortsätzen begann und sich dann auf den Wimperring und Darm ausdehnte. Letzterer war nur noch in seltenen Fällen regelrecht aufgebläht wie zuvor. In der Zucht mit Eisen waren dagegen noch alle am Leben und — abgesehen davon, dass die Fortsätze einzuschrumpfen begannen — auch noch frei von Degenerationserscheinungen. Dies zeigte sich besonders auch am Darm, der im Gegensatz zur eisenfreien Kultur bei den meisten noch in normaler Weise schön aufgebläht war.

Das Endresultat war, dass die Plutei in der Mischung ohne Eisen eher abstarben als in der eisenhaltigen, so dass hiermit die Unentbehrlichkeit des Eisens auch für die Erhaltung des Lebens ausgebildeter Plutei bewiesen ist. Bereits früher war ich durch eine Kultur vom 6./2. 1897 4 p. m. hierauf hingewiesen worden.

Bei den Versuchen mit späteren Entwicklungsstadien von *Sphaerechinus* habe ich mich darauf beschränkt, die Nothwendigkeit des Eisens für die Weiterentwicklung der Blastulae und Gastrulae einer Prüfung zu unterziehen.

Ich benutzte zu den Versuchen dieselben Mischungen ohne und mit Eisen, welche auch bei den oben geschilderten Zuchten von *Echinus*-Larven zur Verwendung kamen. Am 11./2. 1897 6 p. m. wurden die Blastulae, welche z. Th. noch innerhalb der Eihülle waren, in die beiden Versuchsgefäße gebracht. Am 12./2. 6¹/₂ p. m.

ließ sich zwischen den Kulturen noch kein deutlicher Unterschied konstatiren, doch machte sich ein solcher am darauffolgenden Tage bemerkbar. Während nämlich in der eisenfreien Mischung nur ein Theil einen Urdarm bekommen hatte, der meist durch das ganze Blastocöl reichte, der andere aber noch von trüben und zusammengeschrumpften Blastulis repräsentirt wurde, hatten es in der eisenhaltigen Zucht alle zu Gastrulis gebracht, die frei im Wasser umher schwammen und meist bereits Dreistrahler aufwiesen. Noch bedeutender war der Unterschied am 14. 2. 4 p. m. Jetzt waren zwar auch in der Kultur ohne Eisen viele ausgebildete Gastrulae mit Dreistrahlen vorhanden, doch waren die letzteren noch klein, und das Aussehen der ganzen Larven von der Norm abweichend. Auch die Größe war geringer als sonst. Die Larven in der eisenhaltigen Mischung sahen dagegen viel besser aus und waren in der Entwicklung bedeutend vorangeeilt. Viele besaßen nämlich bereits einen eckigen Scheiteltheil, deutliches Mundfeld und Ansätze der Armstützen, ja sogar der Fortsätze. In seltenen Fällen war auch schon eine Andeutung der Darmgliederung zu sehen. An den folgenden Tagen blieb der Unterschied zwischen den beiden Kulturen bestehen, obwohl es auch in der Mischung ohne Eisen zur Bildung eines schwach dreigliedrigen Darmes mit definitiver Mundöffnung kam, der jedoch häufig mehr oder weniger kränklich aussah. Das Skelet war in der Mehrzahl der Fälle ganz rudimentär geblieben, während es in der eisenhaltigen Zucht viel weiter ausgebildet war, so dass in derselben Plutei mit ganz netten Fortsätzen zu finden waren.

Fassen wir schließlich mit kurzen Worten den Einfluss des Eisenmangels auf die Weiterentwicklung der *Sphaerechinus*-Blastulae zusammen, so äußerte sich derselbe in einer Verlangsamung der Entwicklung und in einer Unterdrückung der vollständigen Ausbildung der Pluteuscharaktere, die sich besonders an dem mangelhaft gegliederten, nicht aufgeblähten Darm und an dem meist ganz rudimentären Kalkgerüst zu erkennen gab.

Wollten wir endlich das Endresultat des Versuches mit ausgebildeten Gastrulis von *Sphaerechinus*, die am 13./2. 1897 2 $\frac{1}{2}$ p. m. in die beiden Mischungen gebracht wurden, mit kurzen Worten ausdrücken, so müssten wir ganz denselben Satz, den wir eben geschrieben haben, einfach wiederholen. Auch diese Larven bedürfen demnach noch zu ihrer vollständigen Umgestaltung in typische Plutei der Anwesenheit von Eisen im umgebenden Medium.

Als letzten unentbehrlichen Baustoff für die Seeigelleier und ihre

Entwicklungsstadien haben wir also das Eisen kennen gelernt. Von demselben genügen aber so geringe Quantitäten, dass wir seine Nothwendigkeit nur mit ganz reinen Salzen nachweisen konnten. In vorstehender Arbeit ist also bei allen Angaben über die Zusammensetzung von künstlichen Seewassermischungen, die mit den gewöhnlichen Salzen der ersten Serie präparirt worden sind, immer der Zusatz »Spuren von Eisen« zu ergänzen, welche von den Verunreinigungen der benutzten Chemikalien herzuleiten sind.

9. Beantwortung der ersten Frage des Gesamttthemas.

Wir sind nunmehr mit der Aufzählung der Stoffe, deren Anwesenheit im Meerwasser zur normalen Entwicklung der Seeigellarven und zur Erhaltung des Lebens der vierarmigen Plutei unumgänglich nothwendig ist, am Ende angelangt. Dieselben sind also — kurz zusammengefasst — folgende: Phosphor (geliefert von $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ oder CaHPO_4)¹⁾, Schwefel (geliefert von den Sulfaten), Chlor, Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium, welches den Eiern und Larven einmal als Carbonat, sodann aber auch in anderer löslicher Form (CaSO_4 resp. CaCl_2) geboten werden muss, und Eisen.

Vergleichen wir diese Stoffe mit den unentbehrlichen Aschenbestandtheilen der Pflanzen, so ergibt sich, dass die Eier der Seeigel zu ihrer normalen Entwicklung zwei Elemente mehr nöthig haben als die pflanzlichen Organismen, nämlich das Chlor und das Natrium. Die Entbehrlichkeit dieses letzteren Grundstoffes für die normale Ausbildung der Pflanzen ist allgemein bekannt und bis jetzt noch in keinem Falle durch einwandsfreie Experimente widerlegt worden, und auch das Chlor kann nach den bis jetzt vorliegenden Versuchen nicht als absolut unentbehrlicher Aschenbestandtheil gelten, obwohl seine Nützlichkeit für die Fruchtbildung des Buchweizens von NOBBE²⁾ nachgewiesen wurde.

Mit dem Nachweis der Nothwendigkeit der oben aufgezählten acht Elemente für die typische Ausgestaltung der Plutei haben wir

¹⁾ Ob der Phosphor als Phosphat vorhanden sein muss oder von jeder beliebigen Phosphorverbindung geliefert werden kann, soll im dritten Theile näher untersucht werden. Dort wird sich auch herausstellen, ob der Schwefel nur als gebundene Schwefelsäure, oder auch in anderer Form zur Entwicklung und Lebenserhaltung tauglich ist.

²⁾ Vgl. AD. MAYER, Agrikulturchemie. Bd. I. pag. 272. 4. Aufl. 1895.

natürlich zugleich festgestellt, dass die anderen Stoffe, deren Anwesenheit im Meerwasser — wenn auch nur in Spuren — feststeht, entbehrlich sind. Hierzu würde z. B. das Brom, das Jod und die Kieselsäure gehören, deren Entbehrlichkeit für die Entwicklung der Seeigellarven selbstverständlich noch kein Kriterium dafür ist, dass sie auch für die normale Ausgestaltung anderer Seethiere unnöthig sind. Da nämlich in vielen Thieren neben den aufgezählten Stoffen noch andere, häufig in beträchtlicher Menge vorkommen, so dürfte sogar schon jetzt ohne experimentelle Belege in verschiedenen Fällen das Gegentheil der Wahrheit entsprechen. Kieselschwämme und Radiolarien dürften sich z. B. wohl schwerlich in einem kieselsäurefreien Medium züchten lassen, und eben so wenig dürfte die Gorgonide *Gorgonia Cavolinii* ihre normale Ausbildung in einer Mischung ohne Jod erhalten, da von DRECHSEL¹⁾ nachgewiesen worden ist, dass das Achsenskelet dieser Form organisch-gebundenes Jod enthält. In dem respiratorischen Pigment der Hämolymphe des Hummers und einiger anderer Krebse ist ferner nach den Angaben von FRÉDÉRICQ²⁾ und Anderen Kupfer enthalten, welches eine ähnliche Rolle spielt wie das Eisen im Hämoglobin anderer Thiere. Da nun den Krebsen bekanntlich im hohen Grade die Fähigkeit zukommt, dem umgebenden Medium anorganische Salze zu entziehen, was sich dadurch zu erkennen giebt, dass ihr Chitinpanzer nach der Häutung ziemlich rasch durch Inkrustirung mit Kalksalzen erhärtet, obwohl die Thiere während dieser Zeit wegen der Weichheit ihrer Mundgliedmaßen keine Nahrung aufzunehmen vermögen, so ist es nicht ausgeschlossen, dass sie auch das Kupfer direkt aus dem Meerwasser aufnehmen³⁾ und zur Bildung ihres respiratorischen Pigmentes benutzen.

¹⁾ Beiträge zur Chemie einiger Seethiere. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 33. N. F. 15. pag. 90 ff. 1896.

²⁾ Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. Bull. de l'ac. royale de Belgique. 2^{me} série. Bd. 46. 1878. — Sur le sang du Homard. Ibidem. Bd. 47. 1879.

³⁾ Bei der Beurtheilung der Herkunft eines unentbehrlichen Stoffes müssen wir freilich immer die Möglichkeit im Auge behalten, dass derselbe nicht aus dem umgebenden Medium aufgenommen wird, sondern dass er mit der Nahrung in den Körper gelangt. In den oben namhaft gemachten Fällen kommt mir freilich die erstere Alternative wahrscheinlicher vor; dagegen liegt die Annahme nahe, dass jene Cephalopoden, welche in ihrer Hämolymphe ebenfalls einen kupferhaltigen respiratorischen Farbstoff gelöst enthalten, ihren Bedarf an diesem Metall durch die aufgenommene Nahrung decken, welche bekanntlich vorwiegend aus Krebsen besteht.

Nach den Angaben von KRUKENBERG¹⁾ kommen im BOJANUS'schen Organ von *Pinna squamosa* Konkreme vor, welche reich an Mangan sind. Da dieses Metall im Meerwasser nur in Spuren vorhanden ist, so ist wohl kaum anzunehmen, dass es sich hier um eine nutzlose Aufspeicherung handelt, sondern es dürfte die Nothwendigkeit des Mangans für den normalen Ablauf des Stoffwechsels der betreffenden Form wahrscheinlich sein. Wollten wir also Pinnen in einem künstlichen Seewassergemisch züchten, so müssten wir zu demselben höchst wahrscheinlich etwas Mangan zusetzen. Mit fortschreitender Entwicklung unserer Kenntnisse von den Aschenbestandtheilen mariner Thiere dürften noch manche andere Beispiele zu Tage gefördert werden, welche wahrscheinlich machen, dass für die normale Entwicklung mancher Thiere noch andere Stoffe nothwendig sind als die unentbehrlichen Baumaterialien der Seeigellarven. Bei der Beurtheilung der Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit eines Stoffes nach den Ergebnissen der Aschenanalysen kann es sich natürlich nur um eine gewisse Wahrscheinlichkeit handeln, da ein sicherer Entscheid nur durch das Experiment zu erzielen ist²⁾.

In den vorstehenden Auseinandersetzungen haben wir es bis jetzt einfach für ausgemacht angesehen, dass wir mit dem Nachweis, dass zur normalen Entwicklung der Seeigellarven die Anwesenheit bestimmter Stoffe im umgebenden Medium nothwendig ist — und dies haben wir in den acht Abschnitten eigentlich nur bewiesen — zugleich gezeigt haben, dass die betreffenden Stoffe von den Larven resp. den sich entwickelnden Eiern auch aufgenommen werden. Haben wir aber damit nicht eine Hypothese ausgesprochen?

Ich denke nicht! Denn wenn die unentbehrlichen Stoffe gar nicht aufgenommen würden, so wäre nicht einzusehen, warum sie nicht durch äquimolekulare resp. isotonische Mengen irgend welcher anderer unschädlicher Stoffe ersetzt werden können. Der Grund dafür, dass ganz bestimmte Stoffe im umgebenden Medium vorhanden sein müssen, lässt sich nur dann einsehen, wenn man

¹⁾ Mangan in *Pinna*. Unters. a. d. phys. Institut Heidelberg. Bd. 2. 1878. pag. 287—289.

²⁾ So ist es z. B. mehr als zweifelhaft, ob das Silber, Kupfer und Blei, welches FORCHAMMER (On the composition of sea water etc. Phil. transact. Bd. 155. 1865) in der Koralle *Pocillopora alcicornis* gefunden hat, und der Kupfer- und Bleigehalt von *Heteropora abrotanoides* irgend welchen Einfluss auf die Ausbildung dieser Korallenstücke haben.

annimmt, dass dieselben von den Eiern resp. den sich entwickelnden Keimen aufgenommen werden. Wem aber diese Beweisführung noch nicht genügt, der sei daran erinnert, dass er ja mit eigenen Augen sehen kann, dass der kohlensaure Kalk, dessen Anwesenheit im Meerwasser wir als nothwendig nachgewiesen haben, innerhalb des Larvenkörpers in Form eines Kalkskelettes abgelagert wird. Er denke ferner daran, dass gerade die Kalkbildner, welche im Inneren der Larven, im Blastocöl liegen, in besonders hohem Grade durch das Fehlen gewisser Substanzen (z. B. S und Mg) in ihrer normalen Thätigkeit der Gerüstbildung gestört werden, eine Thatsache, die wohl schwerlich zu erklären wäre, wenn die betreffenden Stoffe bei ihrer Anwesenheit im umgebenden Medium von den Larven nicht aufgenommen und so den Skeletbildnern zugänglich würden. Auch die Thatsache, dass sich Larven, welche ihren Entwicklungsgang zunächst in gewöhnlichem Seewasser angetreten haben und erst dann in die Versuchsmischung übergeführt werden, in der letzteren trotz des Fehlens eines bestimmten unentbehrlichen Stoffes mitunter weiter entwickeln, als sie sich hätten entwickeln sollen, wenn sie von allem Anfang an in der Mischung gewesen wären, deutet meiner Ansicht nach darauf hin, dass die betreffenden Larven während ihres Aufenthaltes in gewöhnlichem Seewasser bereits eine gewisse Quantität des nothwendigen Stoffes aufgenommen haben, und dass diese eine beschränkte Weiterentwicklung zulässt. Wir haben also in der That nicht nur die Nothwendigkeit der Anwesenheit bestimmter Stoffe im umgebenden Medium, sondern auch deren Aufnahme seitens der Larven resp. der sich entwickelnden Eier bewiesen.

Überhaupt halte ich — dies sei noch besonders im Anschluss an die vorstehenden Erörterungen betont — den Nachweis der zur normalen Entwicklung der Seeigellarven und zur Erhaltung ihres Lebens nothwendigen Stoffe an und für sich nicht für das werthvollste Resultat meiner Untersuchungen. Man hätte nämlich auch ohne Experimente, gestützt auf die zahlreichen Analysen thierischer Substanzen, die unentbehrlichen Stoffe von vorn herein mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit namhaft machen können, wenn auch eine vollkommene Sicherheit darüber — wie bereits oben erwähnt — nicht zu erlangen gewesen wäre, da der Schluss von der allgemeinen Verbreitung eines Stoffes auf seine Nothwendigkeit trügerisch sein kann, wie die bei Pflanzen weit verbreiteten, thatsächlich für sie aber doch entbehrlichen Elemente Chlor und Natrium beweisen.

Das wichtigste meiner Versuchsergebnisse besteht in dem Nachweise, dass die zum Aufbau des Embryo nothwendigen Baustoffe im Ei nicht in solchen Quantitäten vorhanden sind, dass sie bis zu dem Stadium, wo die Vermehrung des Bildungsmaterials durch Nahrungsaufnahme möglich ist, also bis zum Pluteusstadium reichen, sondern dass sie dem Meerwasser zum Theil bereits bei der Furchung entzogen werden. Die normale Entwicklung der Seeigellarven hängt also nicht nur von einer bestimmten physikalischen, sondern vor allen Dingen von einer bestimmten chemischen Beschaffenheit des umgebenden Mediums ab.

Dies ist die Antwort, welche wir auf die erste Frage unseres Gesamttitels auf Grund unserer zahlreichen Versuche geben müssen.

Zukünftigen Forschungen bleibt es vorbehalten, den Gültigkeitsbereich dieses Satzes genau festzustellen. Dass er auch für viele andere marine Organismen gültig ist, dies beweisen die zahlreichen Experimente, welche ich mit phosphorhaltigen und phosphorfreien Mischungen an sehr weit von einander stehenden Organismen angestellt habe. Aus denselben ergab sich nämlich nicht nur die Nothwendigkeit des Phosphors für die normale Entwicklung der Bipinnarien von *Asterias*, der Larven von *Ciona* und *Phallusia*, und der Scyphostomapolyphen von *Cotylorhiza*, sondern es ging daraus auch hervor, dass die Anwesenheit von phosphorsaurem Kalk im umgebenden Medium sogar eine nothwendige Existenzbedingung für ausgewachsene Polycladen (*Stylocheilus*, *Discocoelis* und *Thysanozoon*) und für geschlechtsreife Individuen von *Amphioxus* ist. Das Gedeihen dieser Thiere hängt also ebenfalls von einer bestimmten chemischen Zusammensetzung des Meerwassers ab.

Es wäre jedoch voreilig, wollten wir den Satz ohne Experimente auch noch auf andere Thiergruppen und namentlich auf solche mit nahrungsdotterreichen Eiern ausdehnen. Soweit meine Versuche reichen, ist zwar auch die Entwicklung der dotterreichen Eier von *Beroe ovata* zu Larven nicht möglich, wenn das umgebende Medium frei von phosphorsaurem Kalk ist, wir müssen jedoch bedenken, dass sich die Eier dieser Ctenophore noch total furchen und trotz ihres Dotterreichthums offenbar noch nicht so bedeutende Mengen von Reservestoffen wie die meroblastischen Eier der Cephalopoden und Fische enthalten. Bei Versuchen mit letzteren kann es sich in Folge dessen möglicherweise — der eine Versuch, den ich mit *Labrax*-Eiern angestellt habe, deutet bereits darauf hin — herausstellen, dass die

Entwicklung auch in Medien stattfindet, welche nicht alle unentbehrlichen Stoffe enthalten, weil die letzteren bereits im ungeführten Ei in genügender Menge enthalten sind und deshalb dem umgebenden Medium nicht entzogen zu werden brauchen. Die normale Entwicklung würde dann in diesen Fällen nicht von einer genau fixirten chemischen Zusammensetzung des Meerwassers, sondern einzig und allein von einem bestimmten Verhältnis des osmotischen Druckes innerhalb und außerhalb der Eihülle abhängen. Wäre der letztere zu hoch, so würde die Entwicklung durch Wasserentziehung geschädigt, würde dagegen der osmotische Druck innerhalb der Eimembran den außerhalb um einen zu hohen Grad übertreffen, so würde der Keim mehr oder weniger quellen und in Folge dessen zu Grunde gehen oder abnorm gestaltet werden. Auch die Eier der Gastropoden, welche — von der gemeinsamen Gallerthülle abgesehen — von einer festen Kapsel umgeben sind und in einer Eiweißlösung schwimmen, enthalten vielleicht die unentbehrlichen anorganischen Baustoffe in genügender Menge, so dass sie sich wenigstens bis zu dem Stadium, auf dem sie die Eihülle verlassen, auch in einer Mischung entwickeln können, welche den Eiern zwar die nothwendigen physikalischen Existenzbedingungen bietet, die unentbehrlichen chemischen Bestandtheile aber nicht enthält.

Es ist nicht meine Absicht, alle Fälle namhaft zu machen, in denen der oben aufgestellte, vornehmlich durch Experimente mit Seeigeleiern gewonnene Satz möglicherweise keine Gültigkeit hat; ich wollte durch das Anführen einiger Beispiele nur mein Bedenken vor einer Verallgemeinerung der bis jetzt erhaltenen Resultate aussprechen. Eine sichere Entscheidung kann in den einzelnen Fällen selbstverständlich nur das Experiment zu Tage fördern.

Ohne Experiment kann man mit ziemlicher absoluter Sicherheit die Herkunft der unentbehrlichen Aschenbestandtheile nur bei jenen Eiern angeben, welche sich wie die Eier der Myriapoden, der meisten Arachniden und Insekten, der Reptilien und Vögel auf dem Lande entwickeln. Hier müssen nämlich die zum Aufbau des Organismus nothwendigen anorganischen Materialien bereits im Ei in genügender Menge vorhanden sein. Man hatte zwar bereits zu Anfang dieses Jahrhunderts und auch noch vor verhältnismäßig kurzer Zeit behauptet, das eben ausgeschlüpfte Hühnchen enthielte mehr Kalk und Magnesia als das frisch gelegte Ei, und den Nachweis zu führen versucht, dass die Aschenbestandtheile des Hühnchens z. Th. aus der Eischale stammen; spätere einwandsfreiere Untersuchungen konnten aber diese

Angaben nicht bestätigen. PREYER hat in seiner »Physiologie des Embryo«¹⁾ die verschiedenen Angaben für und wider kritisch zusammengestellt und durch eigene Untersuchungen die Frage dahin entschieden, »dass die Kalkschale des Eies bei der Ernährung des Embryo nicht betheiligt ist«.

Am Schlusse des ersten Theiles meines Gesamtthemas angelangt, möge es mir vergönnt sein, allen Denen einige Worte des Dankes zu sagen, mit deren Hilfe diese Arbeit vollendet worden ist. Die Versuche dazu wurden ebenso wie meine früheren experimentellen Untersuchungen an der Zoologischen Station zu Neapel angestellt, welche für jene wissenschaftliche Richtung, der ich mich gewidmet habe, in so vortrefflicher Weise geeignet ist. Denn außer allen Hilfsmitteln zu embryologischen Studien findet man dort in Folge der Einrichtung einer physiologischen Abtheilung viele Apparate und Hilfsmittel vor, deren man bei experimentell-entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten nicht entrathen kann, zumal wenn man ein Gebiet wie jenes betreten hat, dem vorstehende Untersuchung angehört. Dem Gründer und Mehrer der Zoologischen Station, Herrn Prof. ANTON DOHRN, bin ich in Folge dessen an erster Stelle zu größtem Danke verpflichtet, sodann aber auch allen jenen Herren, welche in so zuvorkommender Weise den Aufenthalt eines jeden Forschers an der Station zu einem nutzbringenden gestalten. Herrn Prof. EISIG muss ich ganz besonders danken, da er mich durch Besorgung der zahlreichen Chemikalien in der lebenswürdigsten Weise unterstützt hat. Herrn Prof. SCHÖNLEIN verdanke ich manche technischen Rathschläge, während ich Herrn Dr. LOBIANCO für die Beschaffung reichlichen Materials und Herrn Dr. SCHÖBEL für seine Aufmerksamkeit als Bibliothekar zu danken habe.

Der Arbeitsplatz an der Zoologischen Station war mir im Winter 1896/97 wieder von dem Königlich Preußischen Ministerium der geistlichen, Unterrichts- und Medicinalangelegenheiten zur Verfügung gestellt worden, das mir denselben auch für das kommende Wintersemester mit der größten Liberalität überlassen hat. Ihm sei deshalb zuletzt, doch nicht an letzter Stelle mein aufrichtigster und ergebenster Dank abgestattet.

St. Beatenberg am Thuner See, den 26. Juli 1897.

¹⁾ Specielle Physiologie d. Embryo. Leipzig 1885. pag. 240 ff. Hier findet man auch die übrige Litteratur über den Gegenstand zusammengestellt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII—XIV.

Alle Figuren sind mit ZEISS Obj. C Oc. II und Zeichenapparat angefertigt worden, doch sind die Größenverhältnisse nicht aller Larven unter einander vergleichbar, da die Figuren 1—4, 7—15, 22—25 und 34—53 bei eingeschobenem Tubus, die Figuren 5 und 6, 16—21 und 26—33 bei einer Tubuslänge von 160 mm gezeichnet worden sind.

Fig. 1 und 2 sollen die Nothwendigkeit von Phosphor für die normale Entwicklung von *Echinus* illustriren. Die verwendete Mischung war mit chemisch-reinen Substanzen dargestellt worden und enthielt: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgSO_4 (wasserfrei), 0,1% CaSO_4 , CaCO_3 (so viel nach Durchleiten von CO_2 und nachträglichem längeren Stehen in Lösung bleibt, und etwas FeCO_3 . Die abnormen Furchungsstadien 1a—c stammen aus dieser P-freien Mischung, während der normale Pluteus Fig. 2 in derselben Lösung mit CaHPO_4 -Zusatz aufgewachsen ist. Versuch am 24./2. 1897 11 a. m. angesetzt. 1a—c gezeichnet am 25./2. Morgens, 2 am 28./2. Morgens.

Fig. 3 und 4 beweisen die Nothwendigkeit des Phosphors für die normale Entwicklung von *Sphaerechinus*. Benutzt wurden dieselben Lösungen wie vorher. 3a und b repräsentiren zwei Furchungsstadien, auf denen die Eier im P-freien Medium abstarben, während Fig. 4 einen normalen Pluteus aus der Mischung mit CaHPO_4 vorstellt. Derselbe hat noch nicht den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht. Versuch am 25./2. 1897 11 a. m. angesetzt. Nr. 3a und b am 26./2. Morgens gezeichnet; Nr. 4 am 1./3.

Fig. 5—11 repräsentiren verschiedene Larven von *Echinus* aus S-freien Lösungen. Fig. 5 und 6 stammen aus S-freien Lösungen der gewöhnlichen Salze und sind bei Tubuslänge von 160 mm gezeichnet worden. Nr. 5 stammt aus Versuch vom 8./5. 1896 10 $\frac{1}{4}$ a. m.; gezeichnet am 13./5. Vorm. Nr. 6 aus Versuch vom 18./5. 1896 Nachm., gezeichnet am 20./5. Nachm. Nr. 7—11 stammen aus S-freien Lösungen der garantirt reinen Salze und sind bei eingeschobenem Tubus gezeichnet worden. Fig. 7 und 8 sind Larven aus Versuch vom 6./5. 1897 6 $\frac{3}{4}$ p. m., gezeichnet am 9./5. 4 $\frac{1}{2}$ p. m. Das fehlende CaSO_4 war durch 0,1% CaCl_2 ersetzt worden. Zusammensetzung der Mischung: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgCl_2 (an Stelle von 0,32%, da Salz feucht war), $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$, CaCO_3 und FeCO_3 . Die Fig. 9—11 stammen aus derselben Mischung, aber ohne CaCl_2 -Zusatz; Larven am 12./2. 1897 5 p. m. gezeichnet, Versuch am 9./2. 1897 9 $\frac{1}{2}$ p. m. angesetzt.

Sämmtliche in Fig. 5—11 dargestellte Larven gehörten zu den besten der verschiedenen S-freien Zuchten.

Fig. 12 dient zum Vergleich mit den vorhergehenden Larven und der nachfolgenden Fig. 13. Der normale *Echinus*-Pluteus stammt aus einer S-freien Mischung, zu der nachträglich 0,26% MgSO_4 und 0,1% CaSO_4 gefügt worden waren. Der phosphorsaure Kalk war als CaHPO_4 zugesetzt worden. Kultur am 20./3. 1897 6 p. m. angesetzt; Larve am 23./3. 5 $\frac{1}{2}$ p. m. gezeichnet.

Fig. 13. *Echinus*-Larve von innerer Pluteusorganisation, aber ohne die typische äußere Form aus einer S-freien Mischung, zu der nachträglich $MgSO_4$, aber kein $CaSO_4$ zugefügt worden war. Der Unterschied zwischen 12 und 13 beweist die Nothwendigkeit des schwefelsauren Calciums als Kalklieferant. Versuch am 1./5. 4 p. m. angesetzt; Larve am 5./5. 6 p. m. gezeichnet. Der phosphorsaure Kalk war als $Ca_3P_2O_8$ verwendet worden; Zusammensetzung der benutzten S-freien Mischung dieselbe wie bei den Versuchen, aus denen Fig. 7—11 stammen.

Fig. 14 und 15 beweisen die Nothwendigkeit des schwefelsauren Calciums als Kalklieferant für die normale Ausbildung des *Sphaerechinus*-Pluteus. Fig. 14 stammt aus S-freier Mischung mit nachträglichem Zusatz von 0,26% $MgSO_4$, während der normale Pluteus in Fig. 15 in derselben Mischung mit Zusatz von $MgSO_4 + CaSO_4$ aufgewachsen ist. Versuche am 20./3. 1897 6 p. m. angesetzt, am 24./3. Nachm. Larven gezeichnet. Der Unterschied war in anderen Kulturen noch weit frappanter.

Fig. 16 und 17 beweisen die Nothwendigkeit von Kalium für die Entwicklung von *Sphaerechinus*. Fig. 16 repräsentirt eine kleine, dickwandige Blastula, die im Leben ein trübes Aussehen aufwies, aus einer K-freien Kultur vom 22./12. 1895 $3\frac{3}{4}$ p. m., während die normale Blastula mit vacuoliger Wand (Fig. 17) aus derselben Mischung mit K stammt, in der in der Folge normale Plutei entstanden, während die Larven in der Zucht ohne K als kränkliche, dickwandige Blastulae abstarben. Zusammensetzung der K-freien Lösung: 3% NaCl, 0,26% $MgSO_4$, 0,4% $MgCl_2$ (feucht), 0,1% $CaSO_4$, $CaHPO_4$ und $CaCO_3$. Es waren die gewöhnlichen Salze verwendet worden; das nothwendige Eisen rührte von Verunreinigungen her.

Fig. 18—19 und 22—23 repräsentiren Larven von *Sphaerechinus* aus Mg-freien Mischungen. Larve 18 und 19 sind die besten Larven aus einer Mg-freien Zucht vom 19./5. 1896 $3\frac{3}{4}$ p. m., in der an Stelle von 0,26% $MgSO_4$ 0,15% Na_2SO_4 vorhanden war. Die Mischung war mit den gewöhnlichen Salzen zubereitet worden. Gezeichnet am 24./5. Vorm. bei Tubuslänge von 160 mm. — Die Larven 22 und 23 stammen dagegen aus einer Zucht vom 4./2. 1897 5 45 p. m., zu der chemisch-reine Salze verwendet worden waren. Die beiden Larven haben eine enge definitive Mundöffnung bekommen, sie gehörten zu den besten der Kultur. Gezeichnet am 13./2. Vorm. bei eingeschobenem Tubus.

Fig. 20—21 und 24—25 b repräsentiren Larven von *Echinus* aus Mg-freien Mischungen. Die Larven 20 und 21 gehörten zu den besten einer Zucht vom 21./5. 1896 $6\frac{3}{4}$ p. m., zu welcher dieselbe Mg-freie Lösung wie zu jener Kultur verwendet worden war, aus der die Larven 18 und 19 stammen. Gezeichnet am 24./5. Nachm. bei Tubuslänge von 160 mm. — Die Larven 24—25 a und b sind in derselben Mg-freien Lösung aufgewachsen, aus der die Larven 22 und 23 stammen. Sie repräsentiren die besten der Kultur. Versuch am 3./2. 1897 $6\frac{1}{2}$ p. m. angesetzt, Larven am 9./2. Nachm. gezeichnet bei eingeschobenem Tubus. Das abweichende Aussehen der Gewebe tritt ebenso wie bei den Larven von *Sphaerechinus* aus den Mg-freien Zuchten in den Zeichnungen nicht so hervor, wie es in Wirklichkeit war.

Fig. 26—38 repräsentiren sämtliche Larven, welche in einfachen, $CaCO_3$ -freien Seewassermischungen aufgewachsen sind.

Fig. 26—31 sind *Sphaerechinus*-Larven aus einer Mischung mit gewöhnlichen

Salzen von folgender Zusammensetzung: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgCl_2 (an Stelle von 0,32%, da das Salz nass war), 0,36% MgSO_4 (an Stelle von 0,26%, da 0,1% CaSO_4 fehlt) und CaHPO_4 conc. Versuch am 11./5. 1896 11 a. m. angesetzt. Alle Figuren bei Tubuslänge von 160 mm gezeichnet und zwar 26 und 27 am 12./5. Nachm., 28 und 29 am 13./5. Vorm. und 30 und 31 am 15./5. Nachm.

Fig. 32 und 33 repräsentieren ebenfalls *Sphaerechinus*-Larven aus einer ähnlichen Mischung. Versuch am 20./5. 1896 10 $\frac{1}{2}$ a. m. angesetzt, Larven am 23./5. 6 p. m. bei Tubuslänge von 160 mm gezeichnet. Die Larven besitzen den charakteristischen rüssel- resp. zapfenförmigen Fortsatz über dem Munde. Fig. 33 ist von der Scheitelseite gesehen.

Fig. 34 und 35 sind *Echinus*-Larven aus einer Mischung von folgender Zusammensetzung: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgSO_4 (wasserfrei), 0,1% CaSO_4 , $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ und FeCO_3 . Es wurden die garantiert reinen Salze dazu benutzt. Versuch am 7./5. 1897 12 m. angesetzt; Larven am 10./5. 4 p. m. gezeichnet.

Fig. 36 ist eine der besten Larven aus einer *Echinus*-Kultur vom 30./4. 1897 5 p. m. Die Mischung enthielt: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgSO_4 (wasserfrei), CaHPO_4 und FeCO_3 . Verwendet wurden die garantiert reinen Salze von MERCK. Gezeichnet am 4./5. 1897 5 p. m. Die Larve zeigt, dass in CaCO_3 - und CaSO_4 -freien Mischungen Larven mit dreigliedrigem Darm und definitiver Mundöffnung entstehen können, wenn der phosphorsaure Kalk als CaHPO_4 verwendet wird.

Fig. 37 und 38 sind Larven von *Echinus* aus einer Mischung von derselben Zusammensetzung wie die vorher erwähnte Kultur, doch war nachträglich eine Menge von 0,1% CaSO_4 zugesetzt worden. Der Vergleich von Fig. 36 und 37 und 38 beweist die Nothwendigkeit von CaSO_4 als Kalklieferant. Fig. 38 weist sogar rudimentäre Kalknadeln auf. Versuch am 1./5. 1897 4 p. m. angesetzt, Fig. 37 am 4./5. 6 p. m., Fig. 38 am 7./5. 9 $\frac{1}{2}$ a. m. gezeichnet.

Fig. 39—53 dienen zum Beweise der Unentbehrlichkeit des Eisens.

Fig. 39 (*Echinus*-Larve) stammt aus einer S-freien, mit chemisch-reinen Salzen hergestellten Mischung ohne Fe. Als Vergleich dienen die in Fig. 9—11 dargestellten Larven, welche sich in derselben Mischung mit Fe entwickelt haben. Versuch am 9./2. 1897 9 $\frac{1}{2}$ a. m. angesetzt, Larve am 12./2. 4 p. m. gezeichnet.

Fig. 40—50 repräsentieren *Echinus*-Larven aus einer Parallelkultur ohne und mit Fe vom 15./2. 1897 5 $\frac{3}{4}$ p. m. Die Fig. 40 und 43—49 stammen aus der Fe-freien Mischung, Fig. 41, 42 und 50 dagegen aus der mit Fe, welches als FeCl_3 zugesetzt worden war. Die Zusammensetzung der Mischung ohne Fe war folgende: 3% NaCl, 0,07% KCl, 0,5% MgSO_4 (wasserfrei), 0,1% CaSO_4 , $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$ und CaCO_3 . Fig. 40 a und b (in Auflösung begriffen) und Fig. 41 gezeichnet am 16./2. 11 a. m., Fig. 42—46 am 18./2. Vorm. und Fig. 47—50 am 21./2. Vorm. Die Unterschiede zwischen den Larven aus der Mischung mit Fe und ohne Fe sind frappant genug, waren aber in anderen Kulturen noch schlagender.

Fig. 51 und 52 a und b beweisen die Nothwendigkeit des Eisens für die Entwicklung von *Sphaerechinus*. Benutzt wurden dieselben Mischungen, wie zu der Parallelkultur, aus der die Larven 40—50 stammen. Fig. 51

repräsentirt einen Pluteus, der nicht ganz auf der Höhe seiner Entwicklung steht, aus der Mischung mit Fe, Fig. 52 *a* und *b* dagegen sind zwei der besten und am weitesten entwickelten Larven aus der Zucht ohne Fe. Versuch am 10./2. 1897 6 $\frac{1}{2}$ p. m. angesetzt, Larven am 16./2. Nachm. gezeichnet.

Fig. 53 repräsentirt eine *Echinus*-Larve von Pluteusorganisation mit rudimentären Kalknadeln aus einer CaCO₃-freien Zucht mit Fe. In der Parallelkultur ohne Fe waren die Eier bereits während der Furchung abgestorben, nachdem sie sich meist in 32—48 Zellen getheilt hatten. Der Unterschied zwischen Zucht mit Fe und ohne Fe ist also gewaltig. Versuch am 24./4. 1897 6 $\frac{1}{2}$ p. m. angesetzt, Larve am 4./5. 3 p. m. gezeichnet.

Buchstabenerklärung.

- a* After.
aws hypertrophisch entwickelter Wimperschopf am animalen Pole der Gastrula.
kr kranzförmig um den Urdarm angeordnete Kalkbildner.
m Mund.
me Mundeinsenkung, noch nicht mit dem Vorderdarm verlöthet.
rf rüssel- (resp. zapfen-) förmiger Fortsatz am animalen Pole über dem Munde.
rud Rudiment der Urdarmeinsenkung.
uda Urdarmansatz.
-

Experimental Studies on Hydra.

By

Florence Peebles.

With 34 figures in text.

Eingegangen am 31. Mai 1896.

The following experiments on Hydra were begun in October 1896, and continued during the succeeding winter and spring in the laboratory of Bryn Mawr College, under the direction of Professor T. H. MORGAN, to whom I wish to express my thanks for his kind interest and valuable suggestions.

Material.

The polyps used for the experiments were collected from a small pond in the vicinity of the College. The two species were *Hydra viridis*, and a brown Hydra which according to NUSSBAUM's (6) classification, is probably *Hydra grisea*. The embryo is spherical, and its surface is covered with the sharp hook-like processes that are described by BRAUER (2) for the embryo of *Hydra grisea*.

Method.

Large aquaria, kept in the laboratory, containing water plants, were stocked with Hydras, and supplies of food consisting of crustacea (*Daphnea*, *Cyclops*, etc.) were added at intervals of several weeks. Both species of Hydra multiplied and remained in good condition during the winter. Toward spring they increased in number with great rapidity.

During the time of the experiments the polyps were kept in small glass dishes 5—10 cm in diameter and 1—2 cm deep, filled two-thirds full of spring water. Before the dishes were used they

were thoroughly washed in a weak solution of hydrochloric acid, and then in water. Every other day the material was transferred to other dishes containing fresh water. If instead of changing the dishes, they were merely filled up from time to time with fresh water, a sediment formed on the bottom of each dish, and the polyps soon disintegrated. The Hydras were kept in a cool place, near a window that was never exposed to the sun, and glass plates were placed over the dishes to prevent the entrance of dust.

The Smallest Part of Hydra Capable of Regeneration.

More than a century and a half ago TREMBLEY (10) proved, beyond doubt, that regeneration takes place in Hydra. More recently ENGELMANN (3), MARSHALL (5), NUSSBAUM, and ISCHIKAWA (4) have confirmed many of the earlier results. Up to the present time, however, no one has determined the smallest part of a Hydra that is capable of regeneration. It is interesting to compare the size of such a part with the size of an isolated tentacle, for WEISMANN has suggested that the failure of single tentacles to form Hydras is due to the smallness of the piece rather than to specialization of structure in the tentacles.

Small pieces of *Hydra viridis* regenerate whole Hydras sooner than pieces of *Hydra grisea*. MARSHALL found *Hydra vulgaris* even more quick to regenerate than *Hydra viridis*. He says: — »Viel traitabler als *H. viridis* ist *vulgaris*, welche wirklich die von den Alten beschriebene, enorme Reproduktionsfähigkeit im ganzen Umfang besitzt, und sich auch durch diese Eigenschaft sehr wesentlich von dem grünen Polypen unterscheidet: abgeschnittene Tentakeln, Theilstücken der Körperwand von 0.3 mm Größe (nicht bloß vollkommene Ringstücke) sind im Stande und zwar mit Leichtigkeit, zu vollkommenen Hydren auszuwachsen.« It is not clear whether MARSHALL means that the pieces of the body-wall were spherical, having a diameter of 0.3 mm, or that they were strips having a length or breadth of 0.3 mm.

Experiments.

A large *Hydra viridis* was placed in a few drops of water in a watch crystal and measured (ZEISS 2AA) while the body was contracted. The tentacles were cut off, and the body of the Hydra

was cut with small scissors into as many pieces as possible, until the water was filled with green particles. These small fragments were carefully removed to a larger dish containing fresh water, covered, and set aside over night. The following day some of the pieces had rounded into little spheres with the ectoderm on the outside. (A Fig. 1.) Many of the pieces, however, had disintegrated leaving a green sediment in the dish. The spherical pieces were measured and isolated. The diameter of these spheres ranged from $\frac{1}{5}$ to $\frac{1}{3}$ mm. When touched they contract slightly.

Two or three days after they are cut, the larger pieces become slightly longer than broad (A Fig. 2). On the third to the fifth day

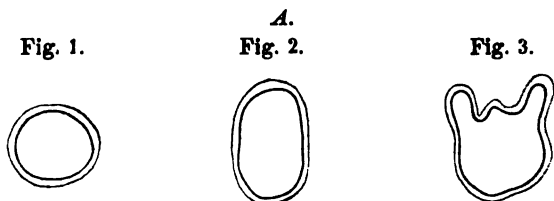


Fig. 1. Sphere formed from a fragment of the body-wall of *Hydra viridis*.

Fig. 2. Piece of the body-wall three days after it was cut.

Fig. 3. Polyp formed from 2 on fifth day.

tentacles begin to appear, and the cone-shaped hypostome forms (A Fig. 3). The small *Hydra* then attaches itself and lives for many weeks in this condition.

Spherical pieces whose diameter is $\frac{1}{3}$ mm or less, never form more than two or three tentacles, although some of them live eight or ten weeks. Those measuring $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{5}$ mm usually produce one or two tentacles, but never more than two.

At another time a number of *Hydras* were cut into pieces. All the spheres, formed the next day, were removed and killed, except the smallest which measured $\frac{1}{9}$ — $\frac{1}{8}$ mm in diameter. On the second day, when these spheres were observed again, only a few were alive, some consisted of ectoderm alone, others were irregular in shape, and soon disintegrated. On the fourth or fifth day the larger pieces began to form a minute hypostome and one tentacle each. This regeneration occurred in an exceedingly small proportion of the pieces, as a general rule they disintegrated, first becoming swollen and transparent, the chlorophyll showing in patches on the surface. Pieces $\frac{1}{6}$ mm in diameter failed to become perfectly spherical and died after four or five days.

The volume of these pieces was determined, and compared with

the volume of the whole Hydra from which the pieces were taken. The estimate is only approximate as the length and diameter of a large Hydra were measured when the body was contracted for a moment, and the volume was reckoned for a cylinder of these dimensions. The Hydra was then cut into small pieces and the volume of each piece was determined. The volume of the smallest piece that rounded into a perfect sphere and formed a mouth or one tentacle was $\frac{1}{432}$ of a cubicmillimeter or $\frac{1}{200}$ of the volume of the whole Hydra. Spheres whose diameter is $\frac{1}{3}$ mm are $\frac{1}{250}$ of a cubic-millimeter in volume or $\frac{1}{100}$ of the volume of the whole Hydra.

Regeneration of Pieces from Different Regions of the Body.

There is a distinct gradation in the rate of regeneration of the hypostome and tentacles in the different regions. Rings cut from the reproductive zone immediately behind the tentacles generally form hypostome and tentacles one to three days before tentacles begin to appear on pieces cut at the same time from the posterior half of the body. This difference in the rate of regeneration is shown in the following experiments.

The body of the polyps was cut transversely in two places; the first cut was made a short distance behind the tentacles in the reproductive zone, and the second through the posterior end near the foot. The three rings, into which the polyp was divided, were isolated and carefully watched. Although the divisions are not exact they serve to divide the body roughly into reproductive zone, budding zone, and foot.

In three to five days the anterior portion including the reproductive zone had closed in at the posterior end and formed a foot. The middle piece regenerated tentacles, hypostome, and foot, becoming a complete Hydra in four to six days. The tentacles appeared in groups; first three or four at equal distances, and later others forming between those that appeared first.

In the piece from the foot region the hypostome and tentacles regenerated slowly. Twenty-four hours after the piece was cut the anterior end had not closed in, and when the piece contracted it resembled a little cup. On the following day the anterior end was closed in, but the tentacles did not begin to form until the fifth to the eighth day. Frequently these pieces heal at the anterior end, and die without forming any tentacles.

MARSHALL's results show a marked difference in the ability of different regions of the body to form tentacles and hypostome. The experiments were made on *Hydra viridis*, and he says that in this species where the polyp is cut in two transversely, two perfect Hydras are formed, but that when he cut the body transversely into three parts the middle portion always died. From a series of experiments of this kind he was led to believe that unless some of the budding zone is present in the piece it will not form a perfect Hydra.

My results obtained from experiments on *Hydra viridis* do not agree with those of MARSHALL, for pieces of the body-wall from the reproductive zone immediately behind the tentacles form polyps in every way as perfect as those formed from pieces of the budding zone. The following experiments were made in order to compare the behaviour of small pieces from the different regions of the body. The tentacles were removed from several polyps and the bodies were divided by two transverse cuts into the three regions, reproductive zone, budding zone, and foot. Each piece was divided into small fragments by means of sharpened needles or small scissors. Every other day a record was made of each piece. The following table gives the results for pieces from the reproductive zone.

Table I.
Pieces of the Reproductive Zone.

Diam. of pieces in mm	No. of pieces	Earliest app. of tent. & hyp.	No. of tentacles	Length of life	No. of polyps formed
$\frac{1}{6}-\frac{1}{5}$	4	—	—	6 days	—
$\frac{1}{8}-\frac{1}{5}$	9	7th day	1—2	21 -	5
$\frac{1}{6}-\frac{1}{5}$	23	5th -	1—2	22 -	5
$\frac{1}{5}-\frac{1}{3}$	4	3rd -	1—2	20 -	3
$\frac{1}{3}$	4	3rd -	1—2	14 -	3

In many of these pieces the cone-shaped hypostome forms before the tentacles appear, but the polyp does not attach itself until the tentacles and hypostome are fully developed. It will be seen from the preceding table that the larger pieces produced tentacles sooner than the smaller ones, and only a small percentage of the latter formed a mouth and tentacles. An effort was made to have the conditions of all experiments the same so that the slightest variation in the behaviour of the pieces from the different regions would be apparent.

Pieces of the Budding Zone.

For the sake of comparison with the reproductive zone pieces of the same size from the budding zone were isolated. Of these pieces a larger proportion rounded into spheres. In order to distinguish the budding zone from the other regions of the body, mature polyps having one or more buds were selected. The anterior half of the body was cut off first immediately in front of the buds, and the foot was separated in the lighter area where the cylindrical body begins to narrow. If the buds were mature they were shaken off, but if they were just beginning to develop they were cut off close to the body of the mother. The ring remaining after the removal of the buds, was divided into small pieces. The next table gives the results for the budding zone.

Table II.
Pieces of the Budding Zone.

Diam. of pieces in mm	Number of pieces	Day tent. and mouth app.	Number of tent.	Length of life	Number of Polyps formed
$\frac{1}{6}$	16	—	—	9 days	—
$\frac{1}{6}-\frac{1}{5}$	8	5th	1	7 -	2
$\frac{1}{6}-\frac{1}{5}$	10	5th	1-2	14 -	3
$\frac{1}{5}-\frac{1}{3}$	9	5th	2	14 (killed)	3
$\frac{1}{3}$	4	3rd	2	10 days	3

If Table I and II are compared it will be noticed that there is scarcely any difference in the behaviour of the pieces from the reproductive zone and of those from the budding zone. The tentacles appear at about the same time and in equal number. In the budding zone the small polyps formed from these pieces attach themselves at the same time that the tentacles and hypostome form, while in the reproductive zone the hypostome and tentacles generally precede the attaching of the polyp.

Pieces of the Foot.

It is interesting that in the extreme posterior end of the polyp the behaviour of the pieces is quite different. The experiment was repeated many times, but the proportion of pieces that formed Hydras was exceedingly small, as the following table will show.

Table III.
Pieces of the Foot.

Diam. of pieces in mm	No. of pieces	First app. of mouth and tent.	No. of tent.	Length of life	No. of polyps formed
$\frac{1}{5}$	3	7 th day	1	5—13 days	1
$\frac{1}{5}$	8	—	—	3—10 -	—
$\frac{1}{5}$	8	7 th day	1	7—14 -	1
$\frac{1}{3}$	2	—	—	4 -	—

It is evident that the regenerative power of the foot region is small. When any further development beyond the healing of the piece takes place, it begins much later than in pieces from the other regions of the body. When tentacles form at all they are extremely small, and the Hydras show little activity, contracting slowly even when violently stimulated.

Pieces of the Buds.

Several times one of the pieces of the budding zone was found much more advanced than the others, often having a hypostome and two to four tentacles twenty-four hours after it was cut. When the budding zone was taken from young Hydras this rapid regeneration did not occur. I concluded, therefore, that the presence of developing buds must account for the sudden appearance of tentacles. The following experiments will prove, I think, that this is true.

On March 12th two budding zones, on each of which a bud was just appearing as a small excrescence, were cut into small pieces. The following day when they were examined two pieces, no larger than the others in the lot, had four tentacles each. The other pieces were spherical showing no sign of hypostome or tentacles, although they appeared later, on the fifth day. The more advanced pieces were presumably from the buds which were ready to form tentacles. In order to determine if these pieces were parts of the buds, and if the rate of regeneration was more rapid in the bud than in the body of the mother, the buds of several Hydras were isolated as soon as they appeared.

In February 23rd a bud was cut from the wall of a large Hydra viridis before the tentacles began to develop. The bud was small but was easily divided, by means of sharpened needles, into smaller pieces which on the following day rounded into seven spheres. Not

one piece died during the first twenty-four hours as is invariably the case when pieces are taken from the body of the adult Hydra. Each of the seven spheres measured $\frac{1}{6}$ mm in diameter. On February 27th four of them had tentacles. On March 2nd two pieces with two tentacles each were attached, the two smallest pieces were dying. Food was put into the dish and plants, but after March 5th the polyps could not be found.

The following table shows the length of life and the extent of regeneration in pieces of the buds.

Table IV.
Pieces of the Bud.

Diam. of spher. in mm	No. of pieces	First app. of hyp. and tent.	No. of tent.	Length of life	No. of polyps formed
$\frac{1}{6}$	7	2—3 days	1—2	14 days	5
$\frac{1}{6}$	9	3 -	2	9 -	3
$\frac{1}{6}$	—	2 -	1—2	14 -	—
$\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{5}$	3	4 -	2	13 -	1
$\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{5}$	2	2 -	1	11 -	1
$\frac{1}{5}$	4	3 -	1—4	12 -	3
$\frac{1}{5}$	3	2 -	1	14 -	2
$\frac{2}{9}$	1	3 -	1	14 -	1
$\frac{2}{9}$ — $\frac{1}{5}$	2	2 -	2—3	—	2

The series of experiments from which the preceding table was made shows that although the pieces of the bud are smaller than those from the body-wall of the adult polyp, they form more tentacles, and this is accomplished one to three days earlier.

There seems to be a difference in the rapidity with which the pieces of the bud regenerate. The tips of buds were isolated and compared with pieces from the lower part of the bud. The next tables give the results from a few of these experiments.

Table V.
Tips of the Bud.

Diam. of pieces in mm	No. of pieces	First app. of hyp. and tent.	No. of tent.	Length of life	No. of polyps
$\frac{1}{9}$ — $\frac{1}{6}$	2	3rd day	1	9 days	1
$\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{5}$	7	2nd -	1—2	15 -	

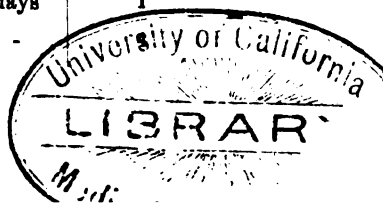


Table VI.
Lower half of the Bud.

Diam. of pieces in mm	No. of pieces	First app. of hyp. and tent.	No. of tent.	Length of life	No. of polyps
$\frac{1}{5}$	2	4th to 5th day	1	12 days	1
$\frac{1}{5}$	5	4th day	1	14 -	2

Experiments similar to these were repeated ten times and the results were compared with those given above. When older buds are cut into pieces the tentacles appear in twenty-four hours. The pieces in Table VI are larger than in Table V and yet they produced fewer tentacles and were slower in forming the hypostome and foot.

In order to compare with these pieces the time for normal buds to form hypostome and tentacles, several polyps on which the buds were just appearing, were isolated. On these buds the tentacles form in two to three days.

Summary. When the body-wall of *Hydra viridis* is cut into small pieces each piece rounds into a sphere, eight to ten hours after it is isolated.

The smallest piece capable of regeneration is a sphere whose diameter is $\frac{1}{8}$ mm and whose volume is $\frac{1}{432}$ cm or $\frac{1}{200}$ of the volume of the adult *Hydra*.

The regeneration of tentacles and hypostome takes place more rapidly in pieces of the reproductive and budding zones than in the foot region.

Pieces of the buds regenerate more rapidly than those from the body wall of the adult polyp, and these pieces are smaller having a least diameter of $\frac{1}{9}$ mm. The tip of the bud regenerates hypostome and tentacles more rapidly than the lower half of the bud.

Behaviour of Single Tentacles.

The results of RÖSEL, MARSHALL and ENGELMANN have shown that whole Hydrams are formed from single tentacles. It is generally believed that RÖSEL failed to cut the tentacles far enough from their bases, and in consequence some of the body region around the base remained attached to the tentacle. He says that the polyp formed in some cases from a part of the tentacle, but does not state whether

it was the tip or a piece near the base. ENGELMANN says, however that a Hydra with five tentacles was produced when the tip of a tentacle was removed leaving the basal portion of the tentacle several millimeters long in order to insure the absence of any of the body-wall. The Hydras formed from these single tentacles were at the end of a few days normal in every way. NUSSBAUM failed to obtain these results. He cut off the tentacles of *Hydra grisea* and *Hydra fusca*. In a few hours each tentacle rounded and closed in at the cut end but lived only a few days. Pieces of the hypostome at the base of the tentacles formed whole polyps in three or four days. ISCHIKAWA found that isolated tentacles of *Hydra grisea* did not produce polyps. WEISMANN has suggested that the species on which ENGELMANN and MARSHALL worked were unusually large, and that the failure of the tentacles to regenerate whole Hydras is due to the minuteness of the piece rather than to the specialization of its cells. The results of my experiments upon *Hydra viridis* seem to prove that the smallness of the tentacle does not prevent regeneration, for pieces of the body-wall, although they are considerably smaller than a single tentacle, form both hypostome and tentacles. The following experiments show the behaviour of tentacles of *Hydra viridis* and *Hydra grisea* when isolated.

The tentacles were cut from the adult polyp some distance from their bases so that none of the hypostome or body-wall was present. After measuring these tips, when contracted, they were placed in a dish with the adult Hydra from which they were cut. Series B, Figures 4 to 7 give the history of a tip of *Hydra viridis*. In Fig. 4

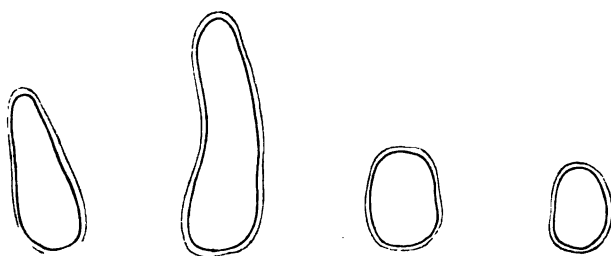
B.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.



Figs. 4-7. The behaviour of an isolated tentacle tip of *Hydra viridis*,

a tentacle is shown just after isolation; the cut end is broad and the ectoderm has not closed in. In Fig. 5 the same tentacle is seen twenty-four hours later, partially contracted. The ectoderm has

closed in over the exposed endoderm, and one end resembles the other. The whole tentacle is slightly swollen. On the second day the tentacles show no activity; when shaken violently they do not contract. Figure 6 illustrates the general appearance of the tentacles at this time. On the third day they are much shrunken and apparently lifeless (Fig. 7), and on the fourth or fifth day they disintegrate. Some tentacles have been kept alive longer than this, but after the third day they rarely show signs of life.

The volume of the smallest tentacle tip when contracted is from .004 + to .006 + cmm. The largest are from .009 to .01 cmm. The tentacles of *Hydra grisea* are much larger; the adult polyp is also larger than the adult *Hydra viridis*.

A series of similar experiments were also made on *Hydra grisea*. The tentacles were isolated, and watched carefully each day. Twenty-four hours after the tentacles were removed from the body the cut ends were completely closed in, and each tentacle was contracting and extending just as they do in the normal polyp. The second or third day they were less active, lying half contracted and showing no sensitiveness when stimulated. On the fourth day they began to shrink, and a day or two later nothing but a few white spots remained on the bottom of the dish. This experiment was repeated on *Hydra viridis* and *Hydra grisea* at least sixty times with the same result.

The volume of a tentacle of *Hydra grisea* when contracted is .01 to .03 cmm, reckoning a tentacle as a cylinder. The volume of the smallest piece of the body-wall of *Hydra grisea* that forms hypostome and tentacles is .006 to .01 cmm.

It is interesting in connection with the failure of tentacles to form Hydras to note that the stumps which are left on the polyp after the tentacle tips are removed do not apparently regenerate the lost tips. For several weeks after the removal of the tips, although the stumps heal over, there is a distinct difference in the size of the normal and injured tentacles.

Behaviour of Groups of Tentacles.

Failing to get whole Hydras from single tentacles, I fastened several tentacles together. Two, three, four, and as many as eight tips were permanently united in the following way. Two needles were flattened and sharpened on each side. The Hydra from which the tentacles

were to be cut was placed in a shallow dish and the tentacles were allowed to extend. The needles were crossed so that they formed a letter X with one point on each side of the tentacles just anterior to the mouth. The points of the needles were slowly drawn together until they met and passed each other, thus severing the tentacles from the body near their bases, and at the same time pressing their cut ends together. In a few hours the union was complete, and there was no trace of the line where they were joined. Series C

C.

Fig. 8.

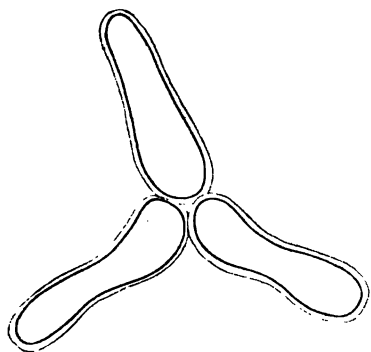


Fig. 9.

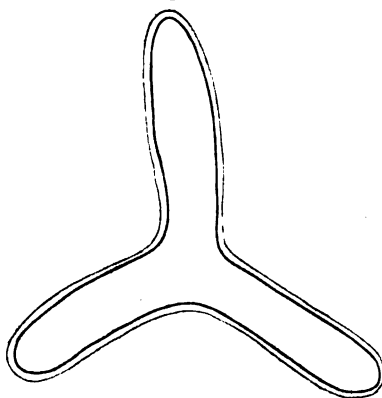


Fig. 10.

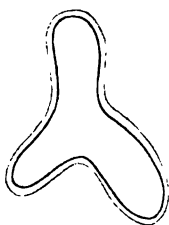


Fig. 8. Three tentacles immediately after removal from the body.

Fig. 9. The same tentacles twenty-four hours later.

Fig. 10. The tentacles shown in 8, and 9, beginning to shrink.

Fig. 8 to 10 give the history of a group of three tentacles of *Hydra viridis*. In Fig. 8 the tentacles are represented immediately after they were cut. Each one is distinctly separate from the others, the cut ends are merely resting lightly against one another. Twenty-four hours later (Fig. 9) the union is complete and the tentacles are slightly swollen. In Fig. 10 the group has begun to shrink. On the third day it is much smaller, and on the fifth day it disintegrated.

Immediately after the tentacles are stuck together the slightest touch will shake them apart. The dishes in which they were cut were not moved until the union was complete. After eight or twelve hours if one tentacle is touched with a needle it contracts instantly, and the other tentacles in the group contract at the same time.

The behaviour of the different groups of tentacles is about the same, there is no marked difference in the smaller and larger groups. For several days they remain active and in good condition, then they become inactive, failing to contract when touched, and lying extended on the bottom of the dish.

Single tentacles rarely live longer than three or four days, the groups do not die so soon. The following table gives the number of tentacles in a group and the length of time they live after they are united.

Table VII.
Groups of tentacles.

No. of tentacles	Length of life Days
<i>Hydra viridis</i>	
2	3—5
3	3—5
4	4—7
5	4—8
6	4—7
7	5
8	7
<i>Hydra grisea</i>	
2	3—5
3	6—7

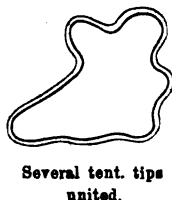
NUSSBAUM has already described the behaviour of isolated tentacles of *Hydra grisea*. My results correspond with his. The isolated tentacles live from three to six days. As shown in the preceding table, the groups of tentacles, both of *Hydra viridis* and *grisea*, live from three to seven days. I was unable to unite permanently more than three tentacles of *Hydra grisea* in a group, owing to the fact that after they are removed the tentacles close in at the cut end almost immediately; contracting violently, thus drawing the ends apart even though they are stuck together at first. The tentacles of *H. viridis* are less active and therefore remain in contact with

one another long enough for their complete union. When two tentacles are united, end to end, they soon contract until they are nearly spherical. Larger groups form a sphere in the center where their inner ends unite, but the outer tips of the tentacles never change. After several days a large group appears as in *D* Fig. 11.

In watching these groups when the tentacles contracted, I noticed a streaming of granules, within each tentacle, starting from the outer tip and moving toward the center, where, in many cases, the granules burst out. At first this looked as if a mouth had formed and the tentacles were transformed into a Hydra, but soon after this bursting forth of the granules the tentacles disintegrated. When the granules did not burst out they could be seen moving inside the tentacles whenever they extended or contracted. An examination of the granules showed them to be composed of endoderm cells which were probably loosened in the breaking down of the tentacles. If the groups were kept perfectly quiet so that they were not stimulated to contract by sudden movement the granules did not break through the ectoderm, but the length of time the pieces lived was not increased.

Summary. These experiments were repeated as many as fifty times and not one group formed a Hydra. The single tips live from two to five days, and the groups from three to seven days. Pieces of the body-wall form perfect Hydras, in many cases, on the fourth or fifth day. The volume of the smallest single tentacles of *Hydra viridis* is from .004 + to .01 cmm. They are as large, therefore, as pieces of the body-wall that form a hypostome and two tentacles, and larger than pieces that form one tentacle. The volume of the groups would be as many times .01 cmm as there are tentacles in the group.

D.
Fig. 11.



Behaviour of Tentacles when a Portion of the Body is Present.

NUSSBAUM has made a series of experiments on the tentacles of *Hydra fusca*, leaving a small portion of the body-wall at the base of the tentacle. He has shown that one tentacle with a piece of the wall at its base, in seven days formed a body and two new tentacles, but no more tentacles appeared later. When the tentacles were united by a portion of the wall, after a few days they

grew shorter and the connecting piece became larger. He does not give the further history of the piece. In another case a portion of the wall connecting one tentacle and the stump of another was isolated. The behaviour of this piece was peculiar and the description is not clear. The experiment was begun on November 30th the piece isolated is referred to as No. 4. He says: »No. 4 zeigt am 6. December drei Arme; zwei große und einen kleinen. Die Arme sind am folgenden Tage vergrößert; der dritte aber erreicht noch nicht die Länge der beiden anderen. Der Leib ist schon mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbar. Der ganze lebte am 24. December in Gestalt eines kleinen Hohlkörpers, an dessen vorderem Ende zwei und an dessen hinterem Ende ein dritter Tentakel sich befanden. Der so beschaffene Polyp wuchs, nahm Nahrung zu sich, streckte sich in die Länge, und während in der Gegend der beiden Tentakel vorn sich von dem mächtigeren Leibescylinder ein feinerer mit einem Tentakel an der Spitze seitlich abzweigte, entstanden um den eigentlichen Kopf neue Tentakel, so dass am 1. Januar, außer dem einen seitwärts auf dem abgezweigten Leibestheil aufsitzenden, deren sieben von ansehnlicher Länge vorhanden waren. Der am Fußtheil befindliche Arm nahm von Tag zu Tag an Länge ab, ebenso der den seitlichen Fortsatz des Mundtheiles krönende, so dass am 12. Januar ein zweizinkiger Leib vorlag, an dessen längerer und mächtigerer Zinke sieben Tentakel die Mundöffnung umstanden. Am 25. Januar war er an einer Wasserlinse mit dem kurzen Leibestheil festgeheftet; an dem kräftigeren hatte sich der für *Hydra fusca* charakteristische Fußtheil noch nicht gebildet.« The gradual disappearance of the tentacle that was present on the posterior end NUSSBAUM considers took place through absorption. One would expect the foot to form after the tentacle was absorbed, but this was not the case.

I have found *Hydra grisea* unsatisfactory for similar experiments. The regeneration takes place slowly. New tentacles do not appear until a week or ten days after the pieces have been isolated. None of the pieces of the hypostome and tentacles produced a foot or even attached themselves. A whole ring of tentacles, however, formed a perfect *Hydra*. With *Hydra viridis* the results were different, as the following experiments show. The anterior end of the polyp was cut off immediately behind the ring of tentacles. Then with small scissors or a sharpened needle the tentacles were separated, the division coming between them so that each piece, obtained in this way, consisted of one tentacle with a small portion

of the hypostome and body-wall at its base. The later history of these pieces depends largely upon the size of the piece of the wall which is connected with the tentacle. Twenty-four hours after the operation the piece of the body closes in and heals over, forming

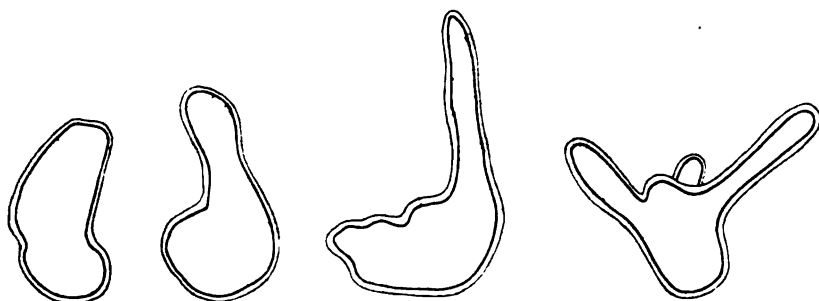
E.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.



Figs. 12—15. Formation of a polyp from one tentacle with a large portion of the hypostome present.

a small sphere at the base of the tentacle (Series *E* Fig. 12). If this sphere has a diameter of $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{3}$ mm it forms a mouth and new tentacles and finally attaches itself and lives for many weeks (*E* Fig. 13 to 15). If, however, a smaller portion of the wall is

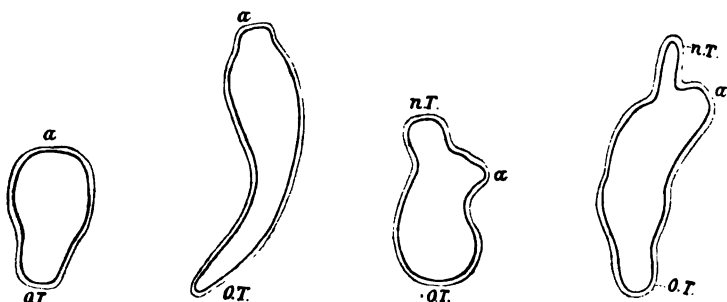
F.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.



Figs. 16—19. Formation of a polyp from one tentacle with a small portion of the hypostome present; *a* the cut end; *n.T.* new tentacle; *o.T.* original tentacle tip.

contained in the piece the tentacle appears as in *F* Fig. 16 and can only be distinguished from an isolated tentacle tip by the mass of cells at the basal end which gives it a more opaque appearance. In these pieces the cone-shaped hypostome appears on the second or third day (*F* Fig. 17 and 18) and in some cases a day

or two later a new tentacle begins to form as in Fig. 19. The original tentacle during this time does not remain at the side as Fig. 12—14 show, but takes a posterior direction in the long axis of the body (*F* Fig. 17—19). This tentacle becomes more spherical and is seemingly transformed into a body. It was impossible to keep these pieces alive more than ten days or two weeks. The great majority of pieces cut in this way rounded up and died, although they lived longer than the single tentacles. The experiment was repeated twenty-six times.

At the same time that the single tentacles with the body-wall were isolated, a number of experiments were made leaving two

G.

Fig. 20.



Fig. 21.

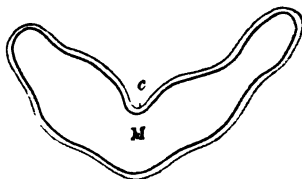


Fig. 22.



Fig. 23.

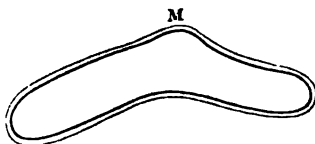


Fig. 20. Two tentacles united by a portion of the hypostome (*M*); immediately after separation from the body.

Figs. 21, 22 and 23. Two tentacles united by a portion of the hypostome, twenty-four hours after separation from the body.

tentacles united by a piece of the wall. Immediately after isolation the piece appeared as in *G* Fig. 20. In a few hours the rectangular piece connecting the tentacles closed in and the tentacles took different positions, sometimes in opposite directions on each side of the sphere (*G* Fig. 21 and 23) or on one side (Fig. 22). The position of the tentacles depends in general on the size of the piece. If at the end of twenty-four hours the piece appears as in Fig. 21, a mouth forms at *c*, the body grows larger and on the sixth or eighth day a new tentacle comes in. When the original tentacles are opposite (*G* Fig. 21), the new tentacles form between them; if they are on the same side (*G* Fig. 22), the new tentacles appear

opposite the two original tentacles. I have never seen more than two new tentacles form in these small pieces.

About two-thirds of the pieces behave as described above, but those closing in as in Figure 23, have a different history. If a small fragment of the peristome remains between the two tentacles, a large proportion of the pieces grow smaller and smaller until they finally disintegrate. The others form a mouth (*H* Fig. 24*c*), and

H.

Fig. 24.

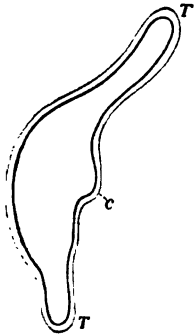


Fig. 25.

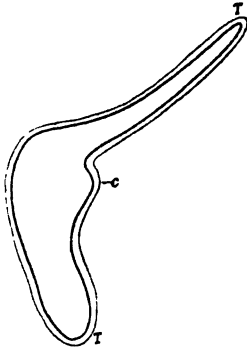


Fig. 26.



Fig. 27.

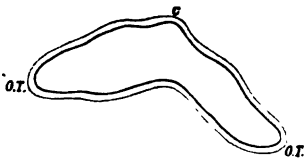
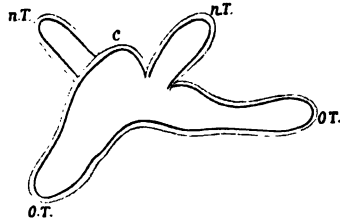


Fig. 28.



Figs. 24—26. Transformation of one of two tentacles into a body-like structure. *c* hypostome, *n.T.* new tentacle, *o.T.* original tentacle.

Figs. 27 and 28. Transformation of two tentacles into a double body-like structure.

one tentacle becomes much larger than the other (Fig. 25), until the difference between the two tentacles is so great that the larger one seems transformed into a body (Fig. 26). Such pieces live from two to three weeks, but never form a foot although they adhere slightly to the bottom of the dish in which they are kept.

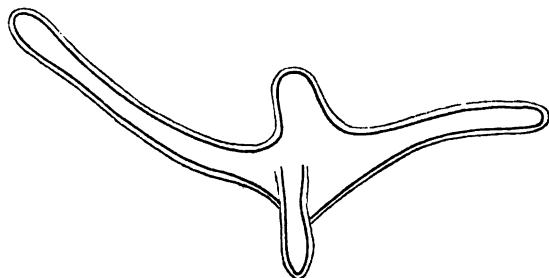
In a few cases where the pieces were cut by the above method both of the tentacles became much larger (*H* Fig. 27 and 28), the hypostome formed between them, and on the ninth or tenth day two new tentacles appeared on each side of the mouth (Fig. 28). Hydras

of this description never attach themselves, and live not longer than two weeks after the operation.

On February 24th a fragment of the hypostome with two tentacles and the basal portion of a third tentacle was isolated. On March 1st the piece appeared as in *K* Fig. 29. A mouth had formed but no new tentacles. The next day one new tentacle was just visible near the mouth, opposite the smaller tentacle (Fig. 30). The two

K.

Fig. 29.



Fragment of the hypostome of *H. viridis* with two tentacles and the basal portion of a third.

Fig. 30.

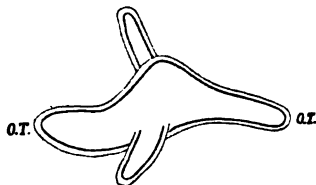


Fig. 31.

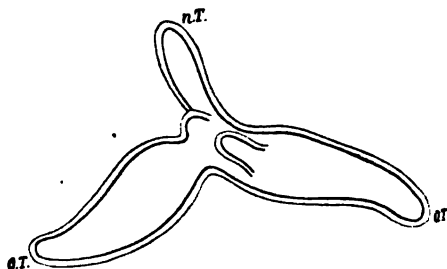


Fig. 30. The same piece, having formed a new tentacle.

Fig. 31. The original tentacles (o.T.) after their transformation into body-like structures.

original tentacles had become larger. On March 8th they stuck to the dish (Fig. 31). This *Hydra* lived until March 19th. The camera drawings show a slight increase in size.

When three tentacles are connected by a fragment of hypostome, a normal polyp is soon formed (*L* Fig. 32). The mouth appears in two or three days after the operation. New tentacles are slow in forming, often the piece dies before they are visible. If the original tentacles are all on one side new ones come in opposite to them, but the piece generally closes in so that the tentacles lie at equal

distances from each other. In a few cases where the piece of hypostome is small, one of the tentacles becomes much larger than

L.

Fig. 32.

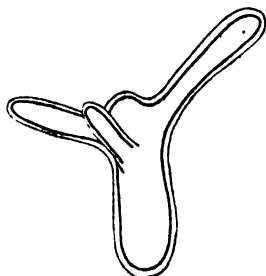


Fig. 33.

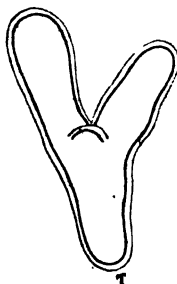


Fig. 32. Polyps formed from three tentacles united by a piece of the hypostome.

Fig. 33. Three tentacles united by a small piece of the hypostome. One tentacle (*T*) has assumed a body-like form.

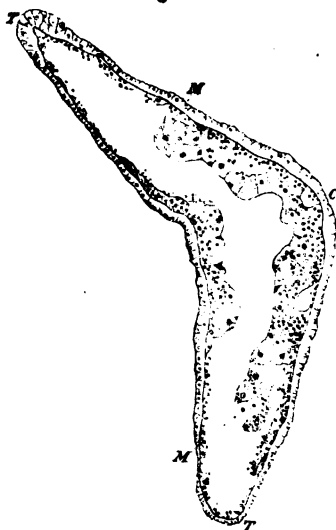
the others, taking a posterior direction in the long axis of the body (*L* Fig. 33) and when contracted closely resembles the cylindrical body.

Groups of four tentacles united by a fragment of the hypostome rarely undergo this transformation. The edges of the piece close in to form the body of the polyp and the tentacles assume the normal position.

When the pieces of the hypostome connecting the tentacles are small, before the transformation as described for Fig. 23 takes place, the area immediately around the hypostome is darker in color and is easily distinguishable from the more transparent structure of the tentacles; as one or both tentacles grow larger and begin to undergo the transformation mentioned above, this darker portion seems to extend toward the tip of the tentacle. When the tentacles contract this is specially noticeable, as the ectoderm of the tentacle seems to slide over

M.

Fig. 34.



Long. section through two tentacles with hypostome present. *c* point where mouth is appearing. *T T* tentacles. *M M* the endoderm of the hypostome crawling down into the cavity of the tentacles.

the more solid part immediately around the hypostome, as a glove is slipped over a finger.

Pieces of this description were killed and sectioned. The sections show a very interesting phenomenon. The endoderm of the body part appears to be gradually crawling from the region of the hypostome down into the tentacle, filling the cavity of the tentacle until the ectoderm of the tentacle gradually surrounds the new endoderm supplied by the fragment of the body-wall. In *M* Fig. 34 a section through a piece composed of body-wall and two tentacles (*T T*) is given. At *c* the mouth is forming. The endoderm around the mouth is pushing into the tentacles at two points (*M M*). The ectoderm of the tentacles seems to remain unchanged. This may account for the fact that these pieces never form the gland cells of the foot. The endoderm of the tentacles is composed of a few scattered cells that are pushed aside by the endoderm of the hypostome crawling down into the tentacle.

Summary. The behaviour of tentacles, when a portion of the body-wall is present, is quite different from that of isolated tentacles. One, two, or three tentacles, attached to a portion of the body-wall, in general form whole polyps. The formation of the polyps from such pieces, however, is dependent largely upon the size of the piece of hypostome and body-wall present. If this piece is small the tentacle or one of the group of tentacles becomes larger, and is apparently transformed into a body by the crawling down of the endoderm of the body-wall into the cavity of the tentacle.

Historical Review.

TREMBLEY, while studying the structure and habits of *Hydra*, conceived the idea of cutting the polyp into two or more pieces in order to determine whether a part of the body would develop into a perfect *Hydra*. He began his experiments in 1740. The results were so astonishing that he urged some of his contemporaries to repeat his work. They complied with his request and obtained similar results. Others, hearing of the marvellous success of TREMBLEY's experiments, repeated them. BAKER (1) in 1743 in a letter to the President of the Royal Society gives a "Natural History of the Polyps", and also describes experiments from which he obtained results similar to those of TREMBLEY.

In his history of the fresh-water polyp published in 1744,

TREMBLEY gives a detailed description of his experiments. The species operated upon were *Hydra viridis*, *grisea*, and *fusca*. He cut a number of the polyps into two pieces either transversely or longitudinally, some he quartered, and others were divided into strips. Each piece formed a perfect Hydra.

TREMBLEY grafted portions of different polyps upon each other. He also turned Hydras inside out so that the endoderm covered the exterior surface, and the ectoderm lined the cavity inside. Hydras treated in this way lived for months after the operation. BAKER, although he used TREMBLEY's method of turning the polyps, found that a part or all of the body disintegrated soon after it was turned.

In regard to the regeneration of whole Hydras from isolated tentacles, TREMBLEY says: »J'ai séparé des bras, et je les ai observés pour voir s'ils ne deviendront point des Polypes. L'expérience n'a pas réussi. Je ne voudrais cependant pas décider que le succès en fut impossible.«

In 1755 RÖSEL VON ROSENHOF, gave a detailed account of the regeneration of perfect polyps from isolated tentacles four days after the tentacles were removed from the body. The species upon which he worked was *Hydra grisea*. He describes the behaviour of the tentacles as follows: Twenty-four hours after the tentacles are cut off they become attached to the bottom of the dish in which they are kept. The original tip is attached and the cut end floats in the water. On the second day the free end becomes larger, and acquires the color of the body. On the third day the tentacles appear on the enlarged end, and on the fourth day the Hydra is complete, although much smaller than the polyp from which the tentacles were cut.

In 1878 ENGELMANN repeated a number of TREMBLEY's experiments. He turned Hydras inside out, but could not keep them alive in this state. Soon after the operation the polyps turned themselves back with the ectoderm on the outside. ENGELMANN also mentions the development of perfect Hydras having five tentacles, from portions of isolated tentacles.

MARSHALL in 1882 showed that single tentacles of *Hydra vulgaris*, when isolated, will form perfect polyps. After all movement in the tentacle has ceased the wounded end is closed in by an overgrowth of the ectoderm, and the tentacle becomes a small oval body with the broadest diameter near the cut end. »Darauf setzt sich der Schlauch fest und zwar mit dem Pole, der der Schnittfläche entspricht;

neue Tentakeln und ein Mund bilden sich an der Spitze des ehemaligen Tentakels. This is exactly the reverse of RÖSEL's results for *Hydra grisea*, where the mouth and new tentacles formed at the original basal end of the tentacle.

MARSHALL tried to turn Hydras inside out and also to graft one upon another, but was unsuccessful. The results obtained when *Hydra viridis* was cut into two and three pieces transversely have been mentioned on another page.

NUSSBAUM and ISCHIKAWA have isolated the tentacles of *Hydra grisea*, but their results do not agree with those of RÖSEL, ENGELMANN, and MARSHALL, for without exception the tentacles rapidly disintegrated after they were separated from the body of the polyp. NUSSBAUM says, it is probably true that RÖSEL cut off more than the tips of the tentacles, and that in each case some of the body-wall was present. ENGELMANN's results he thinks, however, must be accepted as he was careful to remove only the extreme outer end leaving one-third of the tentacle attached to the body. NUSSBAUM considers that the failure of isolated tentacles, in *Hydra fusca* and other species, to form whole Hydras is due to the absence of the so-called 'indifferent cells' which are found in the endoderm of the body. The results from tentacles to which a portion of the body-wall remained attached, have been described in the first part of this paper.

NUSSBAUM also obtained small pieces from the body-wall by dividing a ring into several pieces. Each piece formed a perfect Hydra. The greater part of NUSSBAUM's experimental study of *Hydra* is concerned with the turning of polyps inside out. In 1889 ISCHIKAWA repeated these experiments after which NUSSBAUM made further investigations, on the mechanism of the turning of the polyps (7 and 8).

ISCHIKAWA does not consider that the failure of single tentacles to form Hydras is due to the absence of the indifferent cells, but to the specialization of both endoderm and ectoderm in the tentacles. In a series of experiments where the endoderm was destroyed the ectoderm failed to regenerate the lost parts, although the indifferent cells were present. He found that the endoderm regenerated only from endoderm.

In 1895 WETZEL (12) made further experiments in grafting polyps together. He succeeded in permanently uniting Hydras of the same species, but failed in uniting individuals of two different species.

I have found that portions of the bodies of two individuals of one species unite with readiness, when the pieces are oriented in the same and also in opposite directions. All attempts to unite *Hydra viridis* and *Hydra grisea* have failed. Pieces were held together on a bristle, and confined in a small space so that they could not come apart, but the edges of the pieces rolled back to avoid contact with each other.

Summary.

1. The smallest piece of *Hydra viridis* that is capable of regeneration is a sphere whose diameter measures $\frac{1}{8}$ mm. Such a piece forms a hypostome and one tentacle. Larger spheres having a diameter of $\frac{1}{5}$ to $\frac{1}{3}$ mm produce, in several days, a hypostome and two tentacles. These small polyps form a foot and attach themselves, but never develop more than two tentacles, although some live eight to ten weeks after the operation. The volume of these spheres, twenty-four hours after they are isolated is from .005 to .01 of the volume of the adult Hydras from which the pieces were cut.

2. When the body of a *Hydra viridis* is divided transversely into three parts, each of the three pieces forms a perfect Hydra. If the ring of tentacles is first removed and the polyp is then divided transversely into two or more parts, those from the anterior end of the Hydra develop a hypostome and tentacles sooner than the more posterior pieces which attach before the hypostome and tentacles appear. Small fragments from the different regions of the body show this gradation in the rate of development only slightly. The difference is most marked in pieces from the foot region.

3. When the developing bud is isolated and divided into small pieces each piece forms a new polyp. These pieces are smaller than those taken from the body-wall of the mother, yet the regeneration of hypostome and tentacles is more rapid.

4. Tentacles of *Hydra viridis* and *Hydra grisea* when isolated do not form polyps. This failure to regenerate whole Hydras is not dependent upon the size of the piece, for the average tentacle is larger than a piece of the body-wall that produces a hypostome and one or two tentacles. Two or more tentacles were united in a group thus forming a larger mass. Although these groups live longer than single tentacles they disintegrate finally without developing into Hydras.

5. One tentacle with a small fragment of the hypostome at its base regenerates a new hypostome, and one or more tentacles, according to the size of the piece. Groups of tentacles united by a portion of the hypostome, and body-wall form whole Hydras. It between two tentacles the piece of the wall is extremely small, one of the tentacles takes the direction of the long axis of the body. a hypostome forms between the tentacles, and by a crawling down of the endoderm of the hypostome into the posterior tentacle it is transformed into a body-like structure. At times the endoderm fills the cavity of two tentacles, in such a case new tentacles form in the region around the mouth.

Bryn Mawr, Pa., May 10th 1897.

Zusammenfassung.

1. Das kleinste zur Regeneration fähige Stück von *Hydra viridis* ist eine Kugel von $\frac{1}{6}$ mm Durchmesser. Ein derartiges Theilstück bildet ein Hypostom und einen Tentakel. Größere Kugeln (von $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{3}$ mm Durchm.) erzeugen in einigen Tagen ein Hypostom und zwei Tentakel. Diese kleinen Polypen bilden einen Fuß und heften sich fest, entwickeln aber niemals mehr als zwei Tentakel, obwohl einzelne 8—10 Wochen nach der Operation leben bleiben 24 Stunden nach ihrer Isolation beträgt die Größe dieser Kugeln 0,05 bis 0,01 von der Größe der erwachsenen Hydra, der die Stücke entnommen wurden.

2. Wird der Körper einer Hydra der Quere nach in drei Theile getrennt, so bildet jedes der drei Stücke eine vollständige Hydra. Wenn erst der Tentakelring entfernt und dann der Polyp in zwei oder mehr Theile quergetheilt wird, so entwickeln die vom Vorderende der Hydra stammenden früher ein Hypostom und Tentakel als die mehr nach hinten gelegenen Stücke, welche sich vor dem Auftreten von Hypostom und Tentakeln festsetzen. Kleine Stücke aus den verschiedenen Gegenden des Körpers zeigen diese Abstufung in der Schnelligkeit der Entwicklung nur in geringem Grade. Am ausgeprägtesten ist der Unterschied in Stücken aus der Fußregion.

3. Wenn die in Entwicklung begriffene Knospe isolirt und in kleine Stücke zerschnitten wird, so bildet jedes einen neuen Polypen. Diese Stücke sind kleiner als die aus der Leibeswand der Mutter entnommenen, doch die Regeneration von Hypostom und Tentakeln geht schneller vor sich.

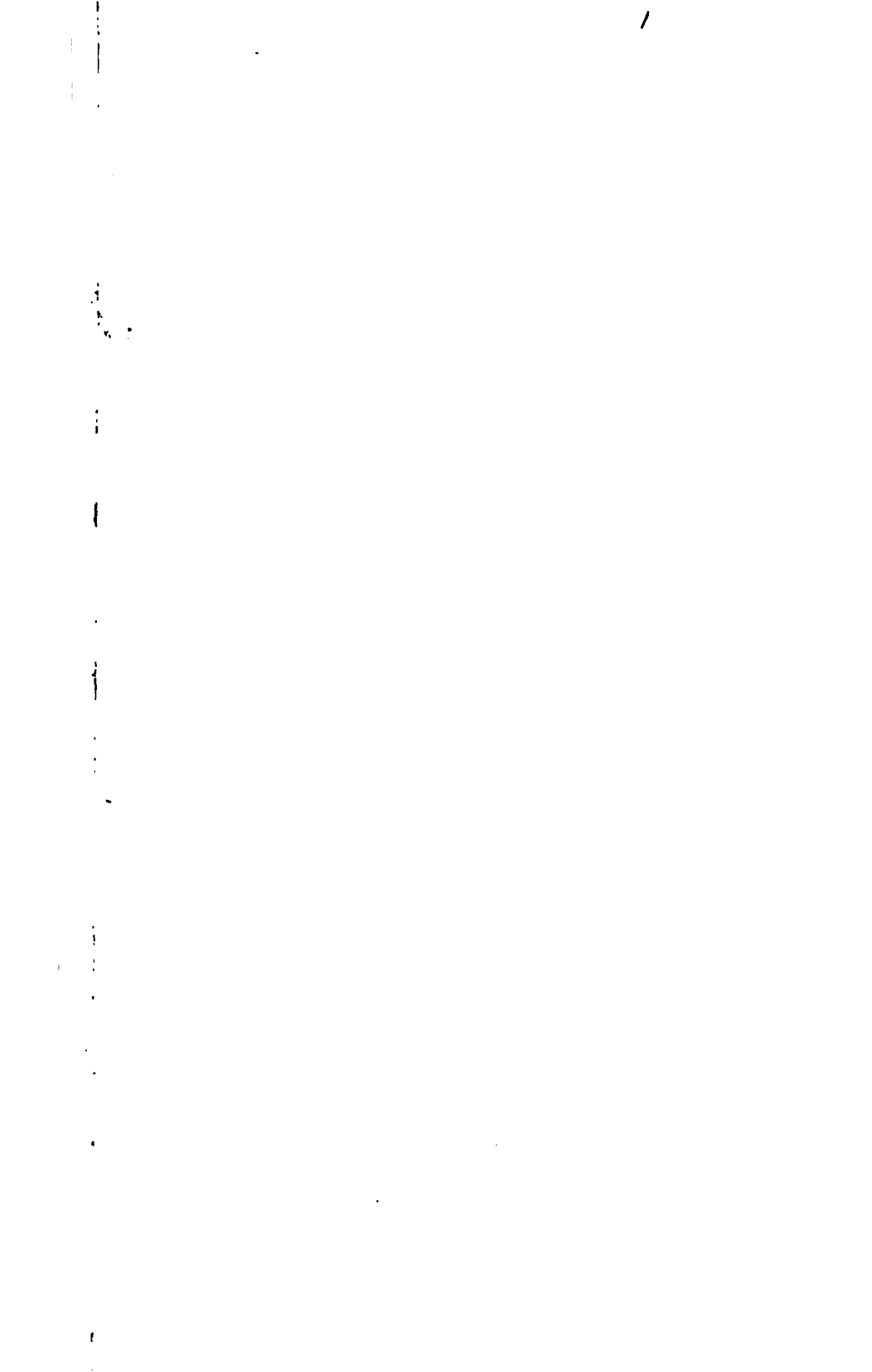
4. Isolirte Tentakel von *Hydra viridis* und *Hydra grisea* bilden keine Polypen. Diese Unfähigkeit zur Regeneration ganzer Hydræ hängt nicht von der Größe des Stückes ab; denn der Tentakel ist im Durchschnitt größer als ein Stück der Leibeswand, welches ein Hypostom und ein oder zwei Tentakel producirt. Zwei oder mehr Tentakel wurden in einer Gruppe derart vereinigt, dass sie eine größere Masse bildeten: obwohl diese Gruppen länger als einzelne Tentakel leben, so zerfallen sie schließlich doch, ohne sich zu Hydræ zu entwickeln.

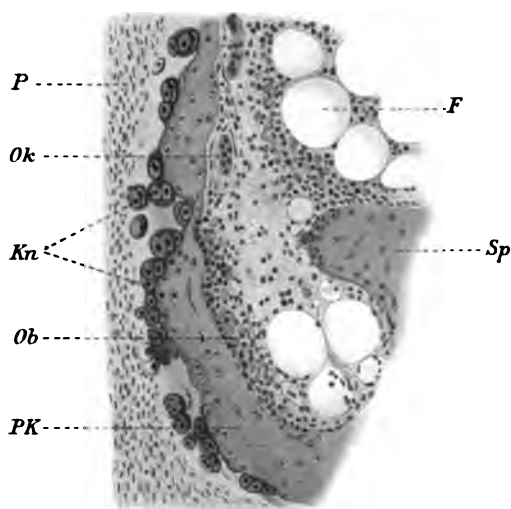
5. Ein Tentakel mit einem kleinen Stück Hypostom an seiner Basis regeneriert ein neues Hypostom und ein oder mehrere Tentakel entsprechend dem Sitz des Stücks. Gruppen von Tentakeln, die durch einen Theil des Hypostoms und der Leibeswand verbunden sind, bilden ganze Polypen. Liegt zwischen zwei Tentakeln nur ein äußerst schmales Stück Wand, so stellt sich einer der Tentakel in der Richtung der Längsachse des Körpers ein, ein Hypostom bildet sich zwischen den Tentakeln, und durch ein Herabwandern des Endoderms des Hypostoms in den hinteren Tentakeln wird dieser in ein körperähnliches Gebilde umgewandelt. Zuweilen füllt das Endoderm die Höhlung von zwei Tentakeln, in solchem Falle bilden sich neue Tentakel in der Umgebung des Mundes.

Bibliography.

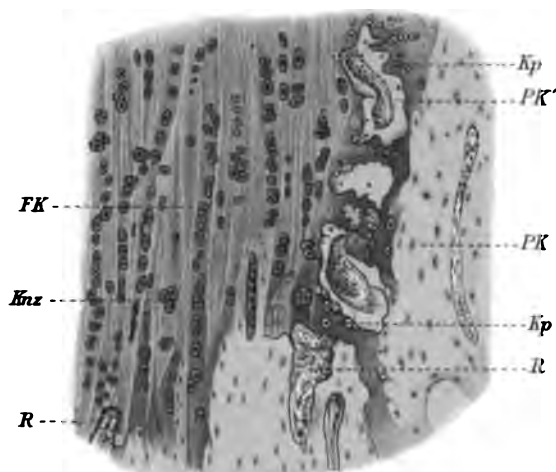
1. BAKER, H., An Attempt toward a Natural History of the Polype. 1743.
2. BRAUER, AUGUST, Über die Entwicklung von Hydra. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 52. 1891.
3. ENGELMANN, W., Über TREMBLEY's Umkehrungsversuch an Hydra. Zoolog. Anzeiger. Bd. I und II. 1878.
4. ISCHIKAWA, C., TREMBLEY's Umkehrungsversuch an Hydra. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 49. 1890.
5. MARSHALL, W., Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen und eine neue Form von *H. viridis*. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 37. 1892.
6. NUSSBAUM, M., Über die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 29. 1887.
7. NUSSBAUM, M., Die Umstülpung der Polypen. Erklärung und Bedeutung dieses Versuchs. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 35. 1890.
8. NUSSBAUM, M., Mechanik der TREMBLEY'schen Umstülpungsversuche. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 37. 1891.
9. RÖSEL VON ROSENHOF, Insektenbelustigung. Vol. III. 1755.
10. TREMBLEY, A., Mémoires pour servir à l'histoire d'une Gendres de Polypes. Paris 1744.
11. WEISMANN, Bemerkungen zu ISCHIKAWA's Umkehrungsversuch an Hydra. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 36. 1890.
12. WETZEL, G., Transplantationsversuche mit Hydra. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 45. 1895—96.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





1



2



1.

2.^a



3.



5.^a



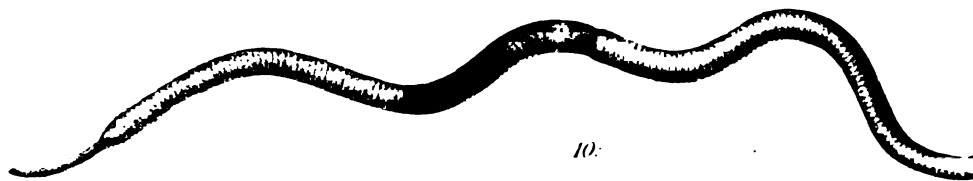
8.



9.

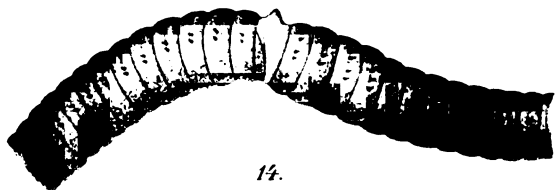


10.





13^a



14.



19^a



19^b



22^a



22^b



15^b



15^b



20.



24.



27.



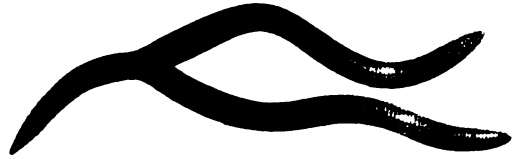
15^a



18.



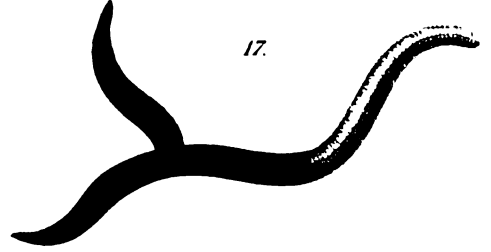
16.



15^c



17.



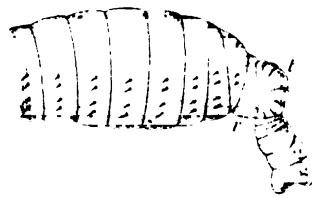
21.



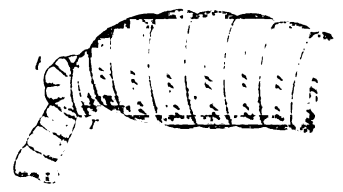
23.



26^a

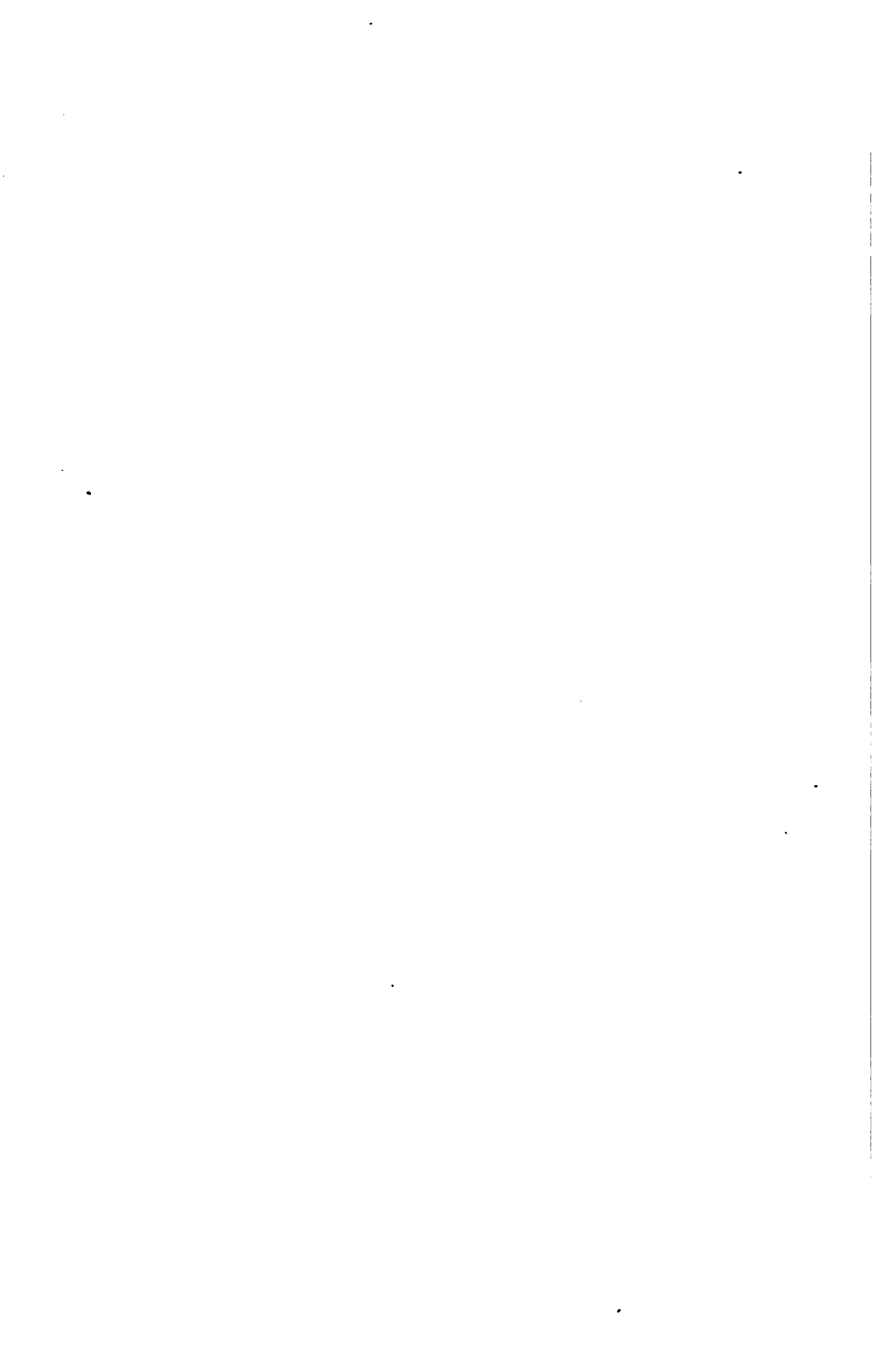


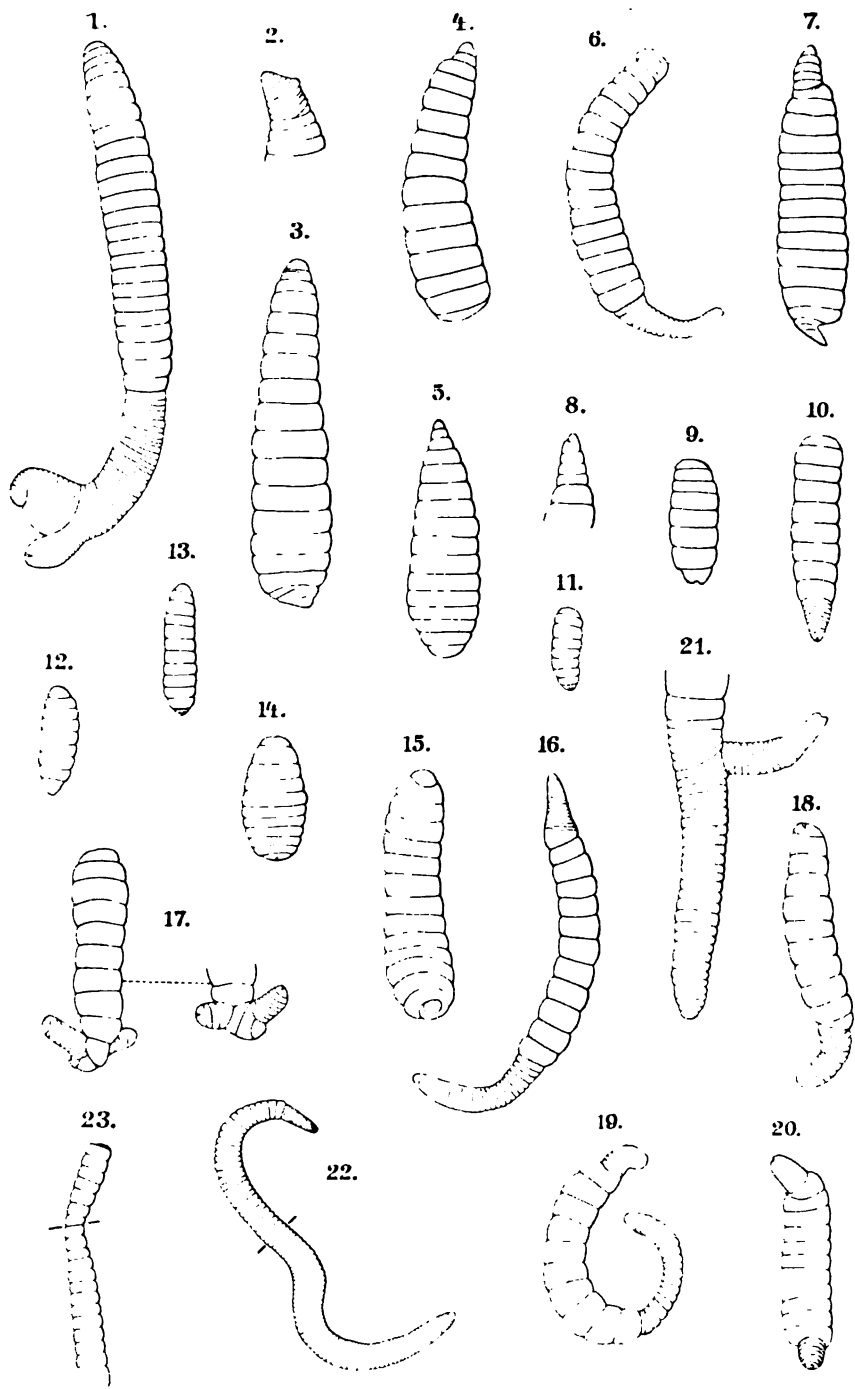
26^b

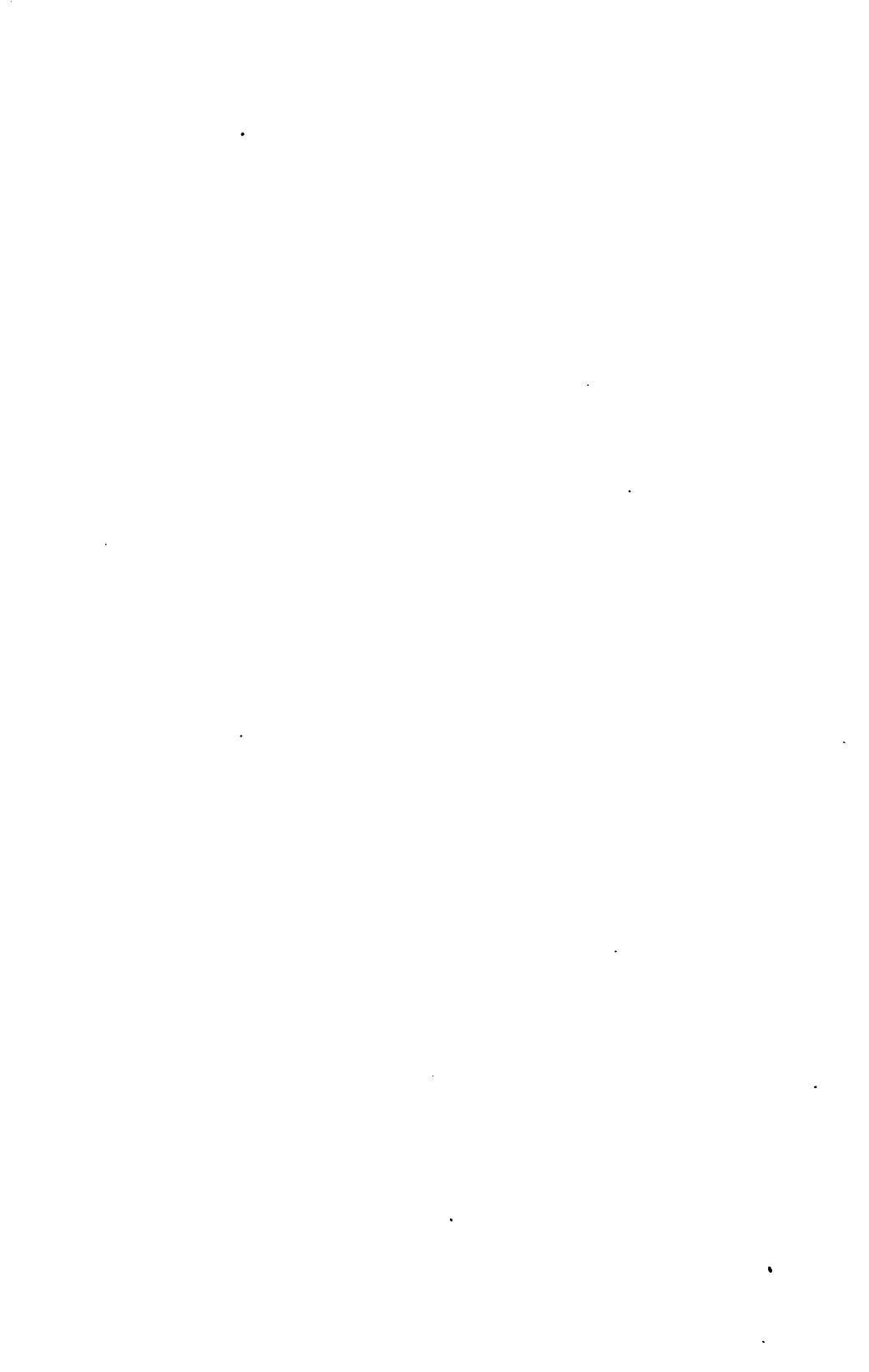


25.









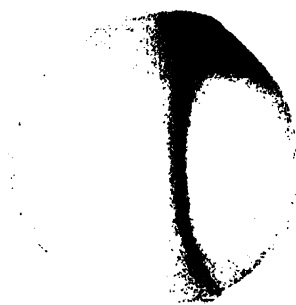
1.



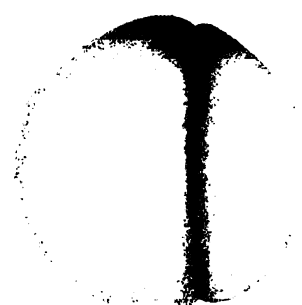
2.



3.



4.

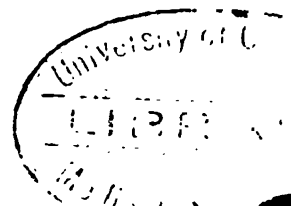


5.



6.





1.



2.

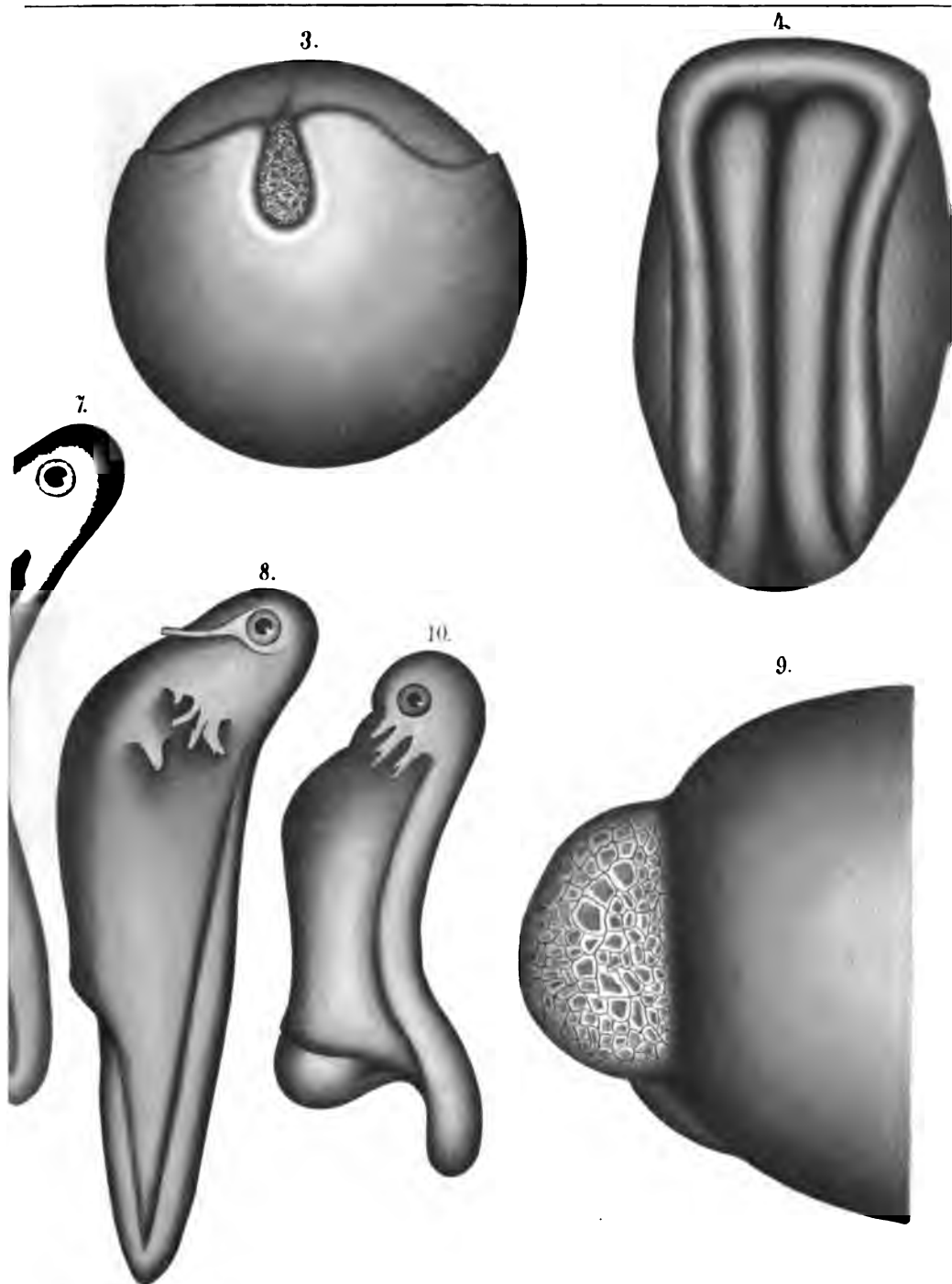


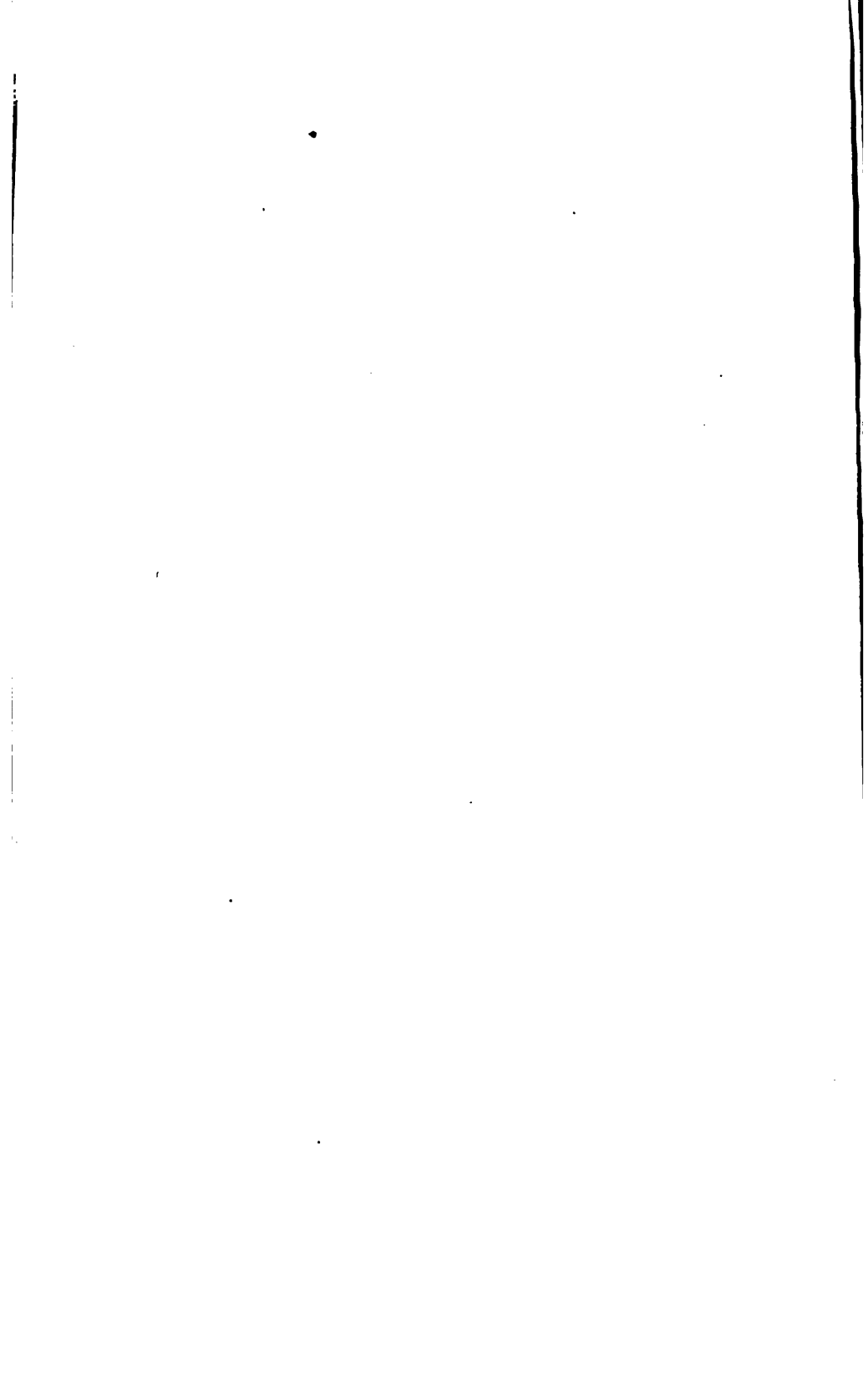
6.



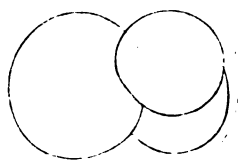
5.



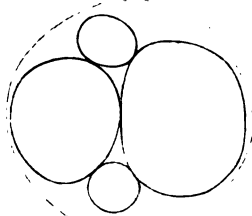




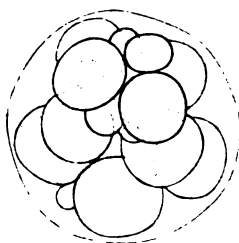
1^a



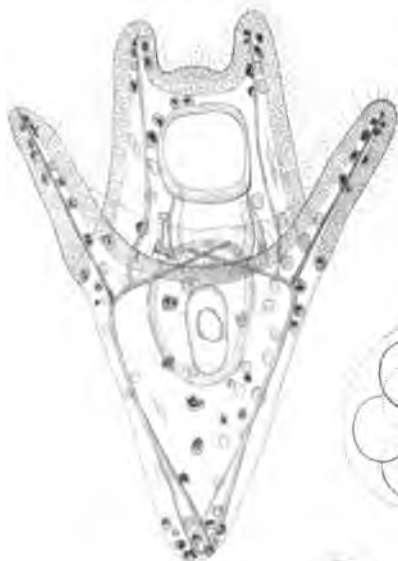
1^b



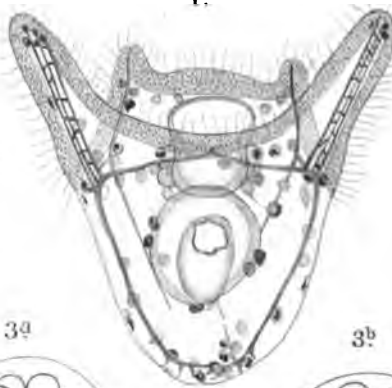
1^c



2.

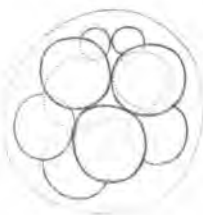


4.

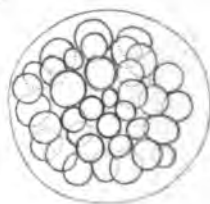


8.

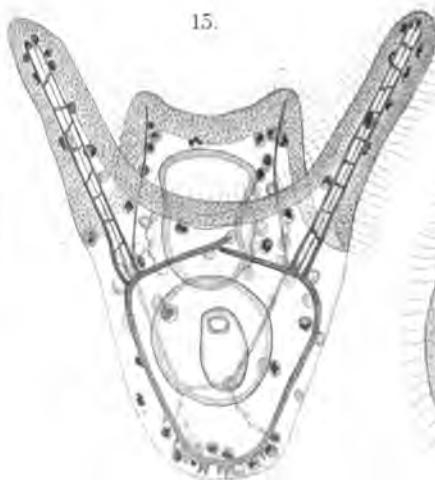
3^a



3^b



15.



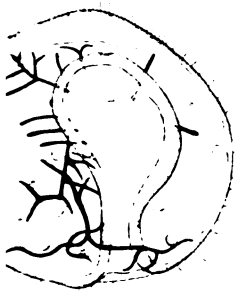
18.



14.



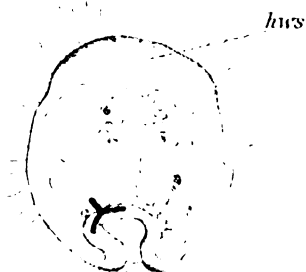
5.



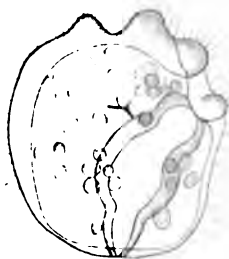
6.



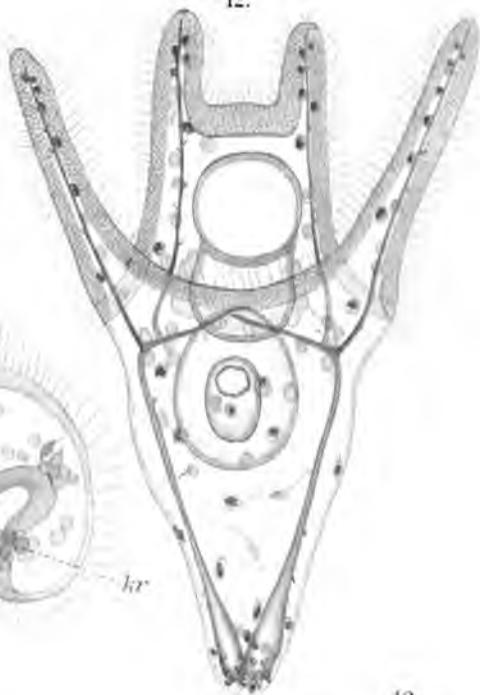
7.



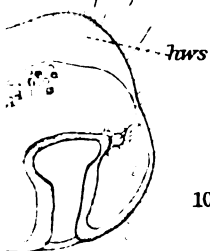
9.



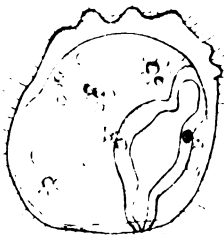
12.



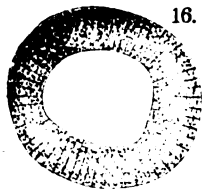
10.



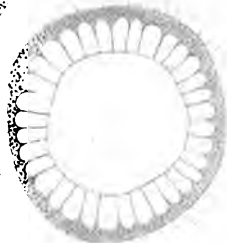
11.



16.



17.



13.



10 0613



Closed

STACKS

FOR REFERENCE

NOT TO BE TAKEN FROM THE ROOM



CAT. NO. 23 012

PRINTED
IN
U.S.A.



closed
stacks

FOR REFERENCE

NOT TO BE TAKEN FROM THE ROOM



CAT. NO. 23 012

PRINTED
IN
U.S.A.

